ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 79

3

МАРТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера *А. Е. Васильев*

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина* и *О. М. Бобылева*

Оригинал-макет изготовлен
в Компьютерном Издательском
Центре «Наука»

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Сдано в набор 12.12.93. Подписано к печати 30.03.94. Формат $70 \times 100^{1}/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.40.
Усл. кр.-отт. 10,76. Уч.-изд. л. 11.90. Тираж 1357. Тип. зак. 98. С 711.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.57

В. С. Чупов

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА ПОРЯДКОВ *LILIALES* И *ASPARAGALES*

V. S. CHUPOV. PHYLOGENY AND SYSTEM OF THE *LILIALES* AND *ASPARAGALES*

Подведены итоги исследований автора по систематике порядков *Liliales* и *Asparagales*. Приведены схема филогенетических отношений и система таксонов рассматриваемой группы.

В ряде опубликованных работ (Чупов, Кутявина, 1980, 1981а, б; Чупов, 1984а, б, 1987, 1990а, б; Чупов, Немирович-Данченко, 1988) были рассмотрены филогенетические взаимоотношения ряда семейств однодольных. В настоящей статье подводится итог проведенных исследований. Основанием для сделанных выводов явились серологические исследования белков семян и пыльцы, а также анализ морфологических, анатомических, эмбриологических и других признаков. Нами изучены таксоны, составлявшие ранее (Engler, 1888; Krause, 1930) одно большое сем. *Liliaceae* и несколько сближаемых с ним более мелких и однообразных по своей морфологии семейств *Iridaceae* и *Amaryllidaceae*, а также более гетерогенное сем. *Agavaceae.*

В процессе работы выяснилось, что роды, относимые ранее к одному сем. *Liliaceae*, не только принадлежат к разным семействам, но и должны быть отнесены к разным порядкам (Чупов, 1984а, б). К аналогичным выводам пришли и другие авторы (Huber, 1969; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987). Не исключено, что в связи с ведущимися исследованиями вся система однодольных, по крайней мере та ее часть, которая не включает в себя болотниковых, потребует значительных преобразований и эти роды окажутся разнесенными еще дальше друг от друга.

На представленной филогенетической схеме (см. рисунок) объединены опубликованные нами ранее (Чупов, Кутявина, 1980, 1981а, б; Чупов, 1984а, б, 1987, 1990а, б; Чупов, Немирович-Данченко, 1988) фрагменты филогенетических схем и замечания, касающиеся филогенетических отношений таксонов.

Эволюционный процесс у растений носит пульсирующий характер и охватывает попеременно то одну, то другую группу (эволюционирующую плеяду) признаков. Причем часто в качестве таких конкурирующих в эволюционном процессе плеяд выступают плеяды эмбриологических и морфологических признаков. (Подробнее характер эволюционного процесса у растений мы надеемся рассмотреть в одной из следующих работ).

На приводимой схеме (см. рисунок) таксоны образуют две ветви, в которых эволюционный процесс изначально пошел в разных направлениях. В ветви, идущей от мелантиевоподобных предков к представителям порядка *Asparagales*, этот процесс охватил макроморфологические структуры вегетативных и генеративных органов, в то время как эмбриологические признаки оставались более или менее стабильными. Их преобразование началось только на самых

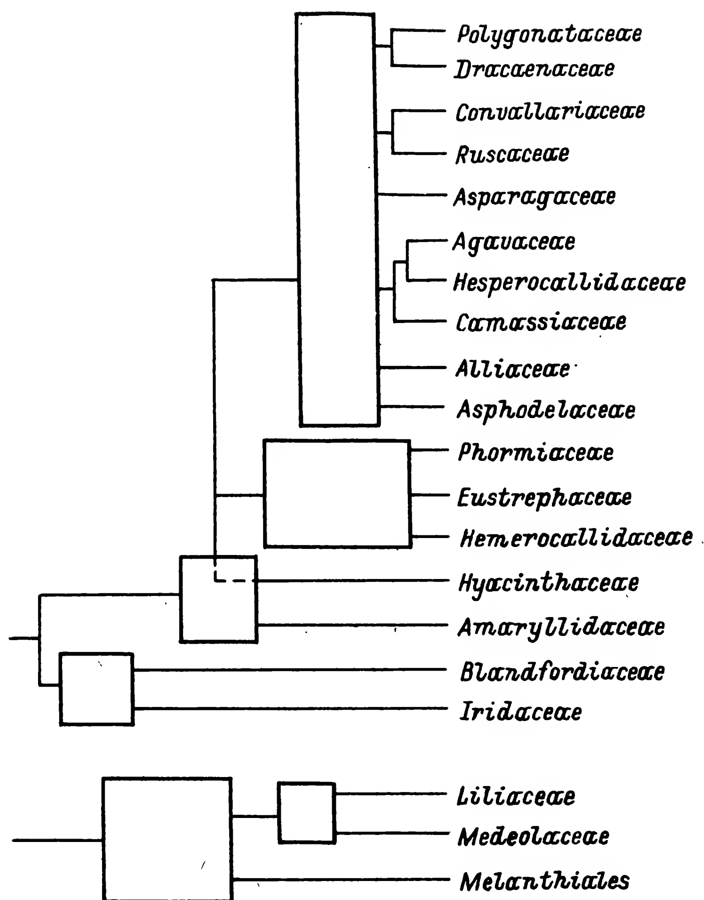


Схема филогенетических отношений в порядках *Liliales* и *Asparagales*.

последних этапах эволюции в некоторых родах порядка *Asparagales*. В ветви *Melanthiales—Liliales* эволюционный процесс первоначально активизировался в сфере эмбриологии и только на конечных этапах — в сем. *Liliaceae* s. str. — переключился на область макроморфологии. В связи с этим и наборы состояний признаков в этих двух ветвях значительно отличаются друг от друга. Только чрезмерное внимание к особенностям диаграммы цветка — числу и расположению его органов — заставляло исследователей помещать растения, относящиеся к этим двум различным линиям эволюционного развития, в одно семейство.

Анализ уровней эволюционного развития и распределение признаков по таксонам приводились нами ранее (Чупов, 1984а, б, 1986; Чупов, Немирович-Данченко, 1988). Поскольку рассматриваемые филогенетические линии представляют собой значительные участки эволюционных путей таксонов, необходимо дать описание их признаков в развитии. Удобно и полезно представить себе некоторую гипотетическую группу предковых таксонов, фенотипически вскрывающую генетический потенциал своего уровня развития. Эта группа могла обладать следующими признаками. Скорее всего это были корневищные растения, розетка прикорневых листьев отсутствовала, имелся надземный стебель, возможно, нередко лиановидный, так как среди ныне живущих примитивных таксонов много лиан (*Philesiaceae*, *Stemonaceae*, *Petermanniaceae*,

Uvulariaceae). Стебель нес хорошо развитые, широкие, вероятно, снабженные черешком листья. Цветки небольшие, с листочками околоцветника не более 1—2 см дл., неярко окрашенные, беловато-зеленоватых или буроватых тонов, иногда пятнистые или крапчатые. Листочки околоцветника свободные, с большим числом жилок. Тычинки с абаксиально расположенными экстрорзными пыльниками, прикрепленными к нити в своем основании. Гинецей с обычным комплексом примитивных признаков: склонностью к апокарпии, несрощенностью шва, примитивными сидячими рыльцами. Нектаровыделяющей способностью, видимо, обладали как основания листочков околоцветника, так и наружные стенки завязи, но преобладающее значение имели нектарники на листочках околоцветника, в настоящее время наиболее распространенные среди примитивных таксонов. Плод — вероятнее всего, септицидная коробочка с большим количеством семян. Семена коричневой окраски или неокрашенные, с семенной кожурой, образованной производными обоих интегументов. У некоторых родов возможно наличие саркотесты. Растения могли быть бессосудистыми или иметь сосуды только в корнях. Число перекладин в перфорационных пластинках сосудов могло достигать нескольких сотен. Из эмбриологических признаков отметим только те, которые впоследствии были охвачены процессом эволюции: растения имели крассинуцеллятную семяпочку, нормальный тип зародышевого мешка. В процессе эмбриогенеза образовывалась париетальная ткань и происходили периклинальные деления в нуцеллярном эпидермисе. У конкретных видов этого комплекса примитивных таксонов сочетались более примитивные характеристики органов и тканей с более продвинутыми. Из ныне живущих таксонов наиболее близки к этой примитивной группе представители семейств *Luzuriagaceae*, *Taccaceae*, *Philesiaceae*, *Uvulariaceae*, *Melanthiaceae*, хотя и они по отдельным признакам значительно эволюционировали. Так, у *Melantiaceae* s. str. значительно эволюционировала жизненная форма, у *Littoniaceae* — околоцветник и гинецей и т. д.

Одной из ветвей, которую можно вывести из этой примитивной премелантиоидной группы, является ветвь *Melanthiales—Streptopus*, *Scoliopus—Clintonia*, *Medeola—Liliaceae* s. str. (*Lilieae*, *Tulipaeae*, *Gegeeae*). Существование этой линии обосновано нами ранее по серологическим данным и анализу признаков (Чупов, Немирович-Данченко, 1988; Чупов, 1990а, б). Необходимость сближения родов *Medeola* и *Clintonia* с сем. *Liliaceae* по данным эмбриологии показана I. Björnsted (1970).

Эволюционный процесс в этой группе выглядит следующим образом. От указанной выше премелантиоидной группы отходит ветвь, ведущая к современному сем. *Melanthiaceae*, причем эволюционный процесс в ней выражается в основном в эволюции жизненной формы, приведшей к образованию цветоносного побега с более или менее редуцированными стеблевыми листьями. Видимо, от предков, близких к предкам этой ветви, отходит ветвь, давшая роды *Streptopus*, *Scoliopus* (возможно, также и *Disporum*) и далее *Medeola*, *Clintonia* (Чупов, 1990б). Эволюция многих морфологических признаков на этом участке филогенетической ветви идет замедленно: происходят только определенная редукция цветоносного побега в родах *Medeola* и *Scoliopus*, а также срастание у всех родов завязей при еще остающихся свободными столбиках. Но эволюция эмбриологических признаков идет быстрыми темпами. Уже у рода *Streptopus* наблюдается значительная редукция ткани нуцеллуса, приближающая его по строению к нуцеллусу сем. *Liliaceae* s. str., в котором он почти тенуинуцеллятный (Петрова, 1977; Сатарова, 1984). В родах *Streptopus* и *Scoliopus* перестают образовываться париетальные клетки макроспор. Роды же *Medeola* и *Clintonia* по эмбриологическим признакам уже полностью соответствуют представителям сем. *Liliaceae* s. str. Они имеют близкую к тенуинуцеллятной семяпочку, типичный Fritillaria-типа (или

Clintonia-подтипа Fritillaria-типа) зародышевый мешок, у них отсутствуют периклинальные деления в нуцеллярном эпидермисе и не образуются париетальные клетки макроспор. По большинству же перечисленных выше морфологических признаков, характерных для предковой группы, эти роды еще неотличимы от нее.

На этом эволюционные преобразования в эмбриологической сфере заканчиваются, и эволюционный процесс переключается на совершенствование других органов и тканей. Возникает специфический 24-хромосомный кариотип лилейных с 2 крупными мета- или субметацентрическими хромосомами. Подземные органы формируют характерную почти исключительно для лилейных черепитчатую луковицу с запасающими чешуями, являющимися преобразованными катафиллами. В большинстве других таксонов запасающие чешуи представляют собой основания прикорневых листьев (Баранова, 1986). Значительно увеличиваются размеры цветков, их лепестки часто приобретают яркие каротиноидные окраски. Происходит преобразование тычинок. Из абаксиальных и экстрорзных они становятся маргинальными и латрорзными с базальным влагалищем (Tulipa-тип) либо совершенно своеобразными, характерными только для этого таксона тычинками Lilium-типа с абаксиально расположенными, но интрорзно вскрывающимися пыльниками. В пределах рода *Gagea* последний раз в этой линии развития встречается трехраздельный на верхушке столбик.

Независимо от данной филогенетической линии от тех же предков отходит другая линия эволюционного развития. Эволюционный процесс первоначально охватывает в ней не эмбриологические признаки, а анатомические и морфологические. Путь развития в этой линии прослеживается через семейства *Iridaceae*, *Amaryllidaceae* к основной группе таксонов порядка *Asparagales*. Эволюция идет в направлении: 1) замены перигониальных нектарников септальными; 2) замены абаксиально расположенных на тычиночной нити пыльников пыльниками, расположенными адаксиально; 3) первоначально (в семействах *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*) такого же увеличения, как и в сем. *Liliaceae*, а затем снова уменьшения размеров цветков, собранных в многоцветковые соцветия; 4) уменьшения числа жилок в листочках околоцветника обоих кругов до 1; 5) редукции листьев на цветоносных побегах; 6) уменьшения числа перекладин в перфорационных пластинках сосудов вплоть до полного исчезновения; 7) образования черного фитомеланинового слоя в семенной кожуре; 8) исчезновения в зрелой семенной кожуре производных одного из интегументов; 9) полного срастания стилодиев в столбик. При этом здесь, так же как в предыдущей линии, можно проследить постепенное становление комплекса признаков, эволюционно лабильных в этом филуме.

Наиболее примитивным членом группы является сем. *Iridaceae*. У его представителей еще достаточно хорошо развиты стеблевые листья, стилодии свободны на 1/3—2/3 своей длины, имеется большое количество жилок в листочках околоцветника, тычинки еще имеют абаксиально расположенные пыльники, встречаются достаточно часто оба типа нектарников — септальный и перигониальный. Индекс продвинутости перфорационных пластинок сосудов колеблется от 0.2 до 4.0 (Cheadle, 1963). В построении кожуры зрелого семени могут участвовать производные как одного, так и обоих интегументов (Huber, 1969). Цвет семян — очень важный систематический и эволюционный признак однодольных. У большинства родов ирисовых семена еще коричневые, но в родах *Belamcanda* и *Sisirinchium* они имеют уже черную, обусловленную наличием фитомеланинов семенную кожуру (Чупов, Немирович-Данченко, 1988).

Следующим по уровню развития в этой ветви однодольных является сем. *Amaryllidaceae*. Состояние признаков его органов и тканей уже очень близко к состоянию признаков в таких семействах, как *Asphodelaceae*, *Alliaceae*

и др. В то же время серологически сем. *Amaryllidaceae* хорошо от них отличается (Чупов, Кутявина, 1978), что указывает на его значительную филогенетическую обособленность. Действительно, при анализе признаков вскрываются элементы их более примитивного состояния по сравнению с признаками большинства других семейств порядка *Asparagales.* У всех исследованных представителей 18 родов сем. *Amaryllidaceae* (в котором всего насчитывается около 60 родов) сосуды имеют перфорационные пластинки только с лестничными перфорациями, что совершенно не характерно для остальных представителей этого порядка (Cheadle, 1969). По крайней мере у 1 рода сем. *Amaryllidaceae* (*Galanthus*) имеются перигональные нектарники (Daumann, 1970). Цветки амариллисовых, за исключением рода *Worsleya*,[1] не имеют синей окраски. У 5 из 15 исследованных нами родов этого семейства семенная кожура коричневая (Чупов, Немирович-Данченко, 1988). Имеются роды с заметно (около 1/10 длины) разделенным на верхушке столбиком.

Наконец, наиболее продвинутые таксоны данной эволюционной ветви характеризуются и наиболее продвинутым состоянием признаков данной эволюционирующей плеяды. Это остальные семейства порядка *Asparagales.* Для них характерны наличие только септальных нектарников, адаксиально расположенных на тычиночных нитях пыльников, уменьшение числа жилок в листочках околоцветника в обоих кругах до 1, редукция листьев на цветоносных побегах с образованием цветоносной стрелки и розетки прикорневых листьев, уменьшение числа перекладин в перфорационных пластинках сосудов вплоть до их полного исчезновения, образование у всех таксонов, имеющих тесту, черного фитомеланинового слоя в семенной кожуре и полное исчезновение из нее у большинства таксонов производных одного из интегументов. Происходит полное срастание стилодиев. Цветки, крупные в семействах *Iridaceae* и *Amaryllidaceae*, что было характерно на определенной стадии эволюции (сем. *Liliaceae* s. str.) и для ранее рассмотренной филогенетической ветви, вторично уменьшаются и в их окраске получают распространение синие тона.

Имеющуюся филогенетическую схему можно представить в виде следующей системы. Не исключено, что надпорядки *Lilianae* и *Asparaganae* не связаны между собой непосредственным родством и поэтому нами в группу более высокого ранга не объединены. Весьма вероятно, что между этими 2 надпорядками должна быть помещена группа родственных между собой таксонов *Arecanae—Zingiberanae* (см., например: Чупов, Немирович-Данченко, 1988; Чупов, 1990).

Надпорядок *Lilianae*

Порядок *Melanthiales*

Сем. *Melanthiaceae* Batsch (1802) (*Melanthium*, *Stenanthium*, *Amianthium*, *Schoenocaulon*, *Zigadenus*, *Veratrum*).

Для решения вопроса о принадлежности и составе других семейств, которые могут быть причислены к этому порядку, требуются дальнейшие исследования. Несомненно, однако, что относящиеся к этому порядку семейства представляют собой моно- или олиготипные таксоны, сам принцип выделения которых требует специальной разработки. С филогенетической точки зрения они достаточно древние и самостоятельные, а по отдельным структурам весьма специализированные или продвинутые, но общая дивергенция их по большинству признаков — основа таксономии — незначительна.

---

[1] Мы благодарны З. Т. Артюшенко за это указание.

Порядок *Liliales*

Сем. *Medeolaceae* Takhtajan (1987).

Корневищные травы с олиственным цветоносным побегом, завязь верхняя, нектарники перигониальные, пыльники абаксиально или абаксиально-маргинально расположенные на тычиночной нити. Стилодии, как правило, свободные. Семена коричневые или при отсутствии пигмента светлые. Плод — ягода.

(*Scoliopus*, *Streptopus*, *Clintonia*, *Medeola* (*Disporum*?)).

В отличие от А. Л. Тахтаджяна (1987), у которого и это семейство монотипно, мы включаем в него 4 рода, представляющих собой в филогенетическом отношении переходную группу от порядка *Melanthiales* к сем. *Liliaceae*.

Сем. *Liliaceae* A. L. de Jussieu (1789) (*Lloydieae*: *Gagea*, *Lloydia*; *Lilieae*: *Cardiocrinum*, *Lilium*, *Notholirion*, *Nomocharis*, *Fritillaria*, *Rhinopetalum*; *Tulipeae*: *Erythronium*, *Tulipa*).

Многолетние травы с олиственным цветоносным побегом. Подземные запасающие органы — луковицы с чешуями, представляющими собой преобразованные низовые листья. Нектарники перигониальные (в роде *Tulipa* отсутствуют, за исключением *T. sylvestris*, у которого отмечено выделение нектара основаниями тычиночных нитей), пыльники абаксиальные или маргинальные, столбики (за исключением некоторых видов рода *Gagea*) цельные. Семена коричневые.

Надпорядок *Asparaganae*

Порядок *Iridales*

Сем. *Iridaceae* A. L. de Jussieu (1798). Может быть принято в объеме, предлагаемом Тахтаджяном (1987).

Многолетние травы или полукустарники с подземными корневищами, клубнелуковицами или луковицами. Листья цветоносных побегов заметно меньше прикорневых. Цветки с нижней завязью и 1 кругом тычинок; пыльники абаксиальные, нектарники перигониальные или септальные. Стилодии свободны не менее чем на 1/4. Семена большей частью коричневые.

Сем. *Blandfordiaceae* Dahlgren et Clifford (1985) (*Blandfordia*).

Как мы уже указывали (Чупов, Немирович-Данченко, 1988), по характеру сочетания примитивных и продвинутых признаков (завязь с сидячим рыльцем, септицидная коробочка, коричневые семена, тычинки Tulipa-типа, примитивные сосуды, но сростнолепестный околоцветник, цветоносный побег с очень сильно редуцированными листьями, семенная кожура, образованная производными только наружного интегумента) род *Blandfordia* может быть сопоставим с представителями сем. *Iridaceae*. Предварительно мы помещаем сем. *Blandfordiaceae* в порядок *Iridales*, но нельзя исключить возможность того, что эти таксоны, находящиеся на одном филогенетическом уровне, могут относиться к разным филогенетическим ветвям.

Порядок *Asparagales*

Подпорядок *Amaryllidinae*

Сем. *Amaryllidaceae* Jaume Saint-Hilaire (1805).

К нему могут быть отнесены роды триб *Haemantheae*, *Amaryllideae*, *Cyrtantheae*, *Eucharideae*, *Pancratieae*, *Stenomassieae*, *Hippeastreae*, *Lycorideae*, *Zephyrantheae*, *Gethyllideae*, *Galantheae*, *Narcisseae* (Dahlgren et al., 1985).

Характерные признаки семейства: наличие безлистного цветоносного побега (стрелки) с зонтиковидным соцветием, окруженным метаморфизированными листьями обертки, нижняя завязь при 2 трехчленных кругах тычинок. Нектарники, за исключением рода *Galanthus*, септальные, пыльники адаксиальные, у многих родов столбики расщеплены на верхушке на расстояние до 1/10 общей длины. Семена коричневые или черные.

Сем. *Hyacinthaceae* Batsch (1802).

По изученному набору признаков может быть отнесено к следующему подпорядку *Asparagineae*, но серологические данные (Чупов, Кутявина, 1981а), а также более примитивное строение сосудов указывают на возможность несколько большей его примитивности и самостоятельности. Окончательному решению вопроса поможет дальнейшее изучение представителей этого семейства. Оно может быть принято в объеме трибы *Hyacintheae* (Тахтаджян, 1987). Принадлежность к семейству трибы *Bowieae* (*Bowiea*, *Schizobasis*) вызывает сомнения (Dahlgren et al., 1985). Американские гиацинтовые — роды *Chlorogalum*, *Camassia* — должны быть выделены в самостоятельное сем. *Camassiaceae*, в филогенетическом плане предковое по отношению к семействам *Hesperocallidaceae* и *Agavaceae*. Однако, в силу того что это специфический, на уровне структурных признаков не выявляемый («скрытый») таксон, описание его требует специального теоретического обоснования, которое мы не можем дать в настоящей работе.

Характерные признаки сем. *Hyacinthaceae*: многолетние луковичные травы, чешуи луковиц являются главным образом влагалищами прикорневых листьев; соцветие — кисть на стрелке; нектарники гинецеальные, пыльники адаксиальные, семена черные. Распространение семейства ограничено Старым Светом.

Подпорядок *Asparagineae*

Сем. *Hemerocallidaceae* R. Brown (1810) (*Hemerocallis*).

Корневищные травы с кистевидным соцветием на стрелке. Нектарники септальные, пыльники адаксиальные, семена черные. Листья без черешковидного участка, как это имеет место у представителей сем. *Phormiaceae*.

Сем. Eustrephaceae Czupov (fam. nov.) — Fam. *Liliaceae* subfam. *Luzuriagoideae* sect. *Eustrephus* Hallier. f. in Nova Guinea, 8, 6 (1914) et sect. *Geitonoplesium* Hallier f. in Nova Guinea, 6, 6 (1914).

Frutices lianoidei volubiles foliis lanceolatis breviter petiolatis nervatione parallelodroma. Perianthii phylla 5—7 venia. Antherae marginali-adaxiales, adaxiales, introrsum dehiscentes. Styli integri. Semina nigra. Typus: *Eustrephus*.

Лианообразные вьющиеся кустарники с ланцетными короткочерешковыми листьями с параллельно-нервным жилкованием. Листочки околоцветника с 5—7 жилками. Пыльники маргинально-адаксиальные, адаксиальные, интрорзно вскрывающиеся. Столбики цельные, семена черные. Тип: *Eustrephus*.

Два рода: *Eustrephus*, *Geitonoplesium*.

Сем. *Phormiaceae* A. G. Agardh (1858) (*Excremis*, *Phormium*, *Dianella*, *Stypandra*).

Многолетние корневищные травы с характерным двурядным расположением листьев. Лист имеет специфическое строение, заключающееся в наличии

черешковидного участка, раскрывающегося наверху в пластинку листа, а внизу — в листовое влагалище.

Серологически семейства *Phormiaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Eustrephaceae* составляют единую группу, но некоторые ее представители имеют отдельные специфические морфологические и эмбриологические признаки, одинаковые с признаками представителей сем. *Asphodelaceae.* Так, род *Phormium* имеет супрабазально-влагалищные тычинки, характерные для подавляющего большинства представителей сем. *Asphodelaceae.* В сем. *Phormiaceae* и, возможно, в сем. *Hemerocallidaceae* наблюдается симультанный тип образования микроспор, так же как в подсем. *Asphodeloideae* сем. *Asphodelaceae.* Для сем. *Phormiaceae* и частично для сем. *Eustrephaceae* характерно наличие трихотомсулькатной пыльцы, присущей также представителям подсем. *Anthericoideae* сем. *Asphodelaceae.* Для выяснения взаимоотношений всей группы этих семейств (*Phormiaceae*, *Eustrephaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Asphodelaceae*) требуются дальнейшие исследования.

Сем. *Asphodelaceae* A. L. de Jussieu (1789).

Многолетние корневищные травы с кистевидным соцветием на безлистном цветоносном побеге — стрелке (исключение составляет род *Asphodeline*, имеющий облиственный цветоносный побег). Завязь верхняя, нектарники септальные, тычинки, за небольшим исключением, специфического асфоделоидного, супрабазально-влагалищного типа. Листья не бывают формиоидного облика.

Может быть принято в составе триб *Asphodeleae*, *Kniphofieae*, *Aloeae* (*Asphodeloideae*), *Alectorurideae* (*Anthericoideae*).

Для выяснения принадлежности к сем. *Asphodelaceae* триб *Hodgsonioideae*, *Simethideae*, *Johnsonieae* требуются дальнейшие исследования. Серологически род *Simethis* тяготеет к сем. *Phormiaceae* (Чупов, 1987). Флавоноидный состав его листьев значительно отличается от состава листьев большинства представителей сем. *Asphodelaceae*, но сходен с таковым у видов рода *Dianella* (Williams, 1975).

Сем. *Alliaceae* J. G. Agardh (1858).

Многолетние луковичные травы с зонтиковидным, окруженным метаморфизированными листочками обертки соцветием на безлистном цветоносном побеге. Чешуи луковиц представляют собой преобразованные влагалища прикорневых листьев. Нектарники септальные, тычинки адаксиальные, семена черные. Завязь верхняя.

Может быть принято в составе подсемейств *Agapanthoideae*, *Allioideae*, *Gillesioideae* (Тахтаджян, 1987).

Сем. *Agavaceae* Endlicher (1841) (*Yuccoideae*: *Hesperaloë*, *Yucca*, *Samuela*; *Agavoideae*: *Agaveae*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Manfreda*; *Hostoideae*: *Hosta*).

Семейство представляет собой пример тахителической эволюции морфологических признаков. Близость входящих в данное семейство родов основана на данных эмбриологии, кариологии, серологии.

Сем. *Hesperocallidaceae* Traub. (1972).

Эмбриологически и серологически близко к сем. *Agavaceae*.

Один род: *Hesperocallis*.

Сем. *Asparagaceae* A. L. de Jussieu (1798) (*Protasparagus*, *Asparagus*).

Корневищные травы. Листья редуцированы, роль фотосинтезирующих органов играют филлодии. Тычинки свободные, с адаксиально расположенными пыльниками. Семена черные.

Сем. *Ruscaceae* Hutchinson (1934) (*Danaë*, *Ruscus*, *Semela*).

Кустарники или полукустарники с редуцированными листьями. Роль органов фотосинтеза играют филлокладии. Нити тычинок срослись в трубочку, пыльники абаксиальные, экстрорзные. Семена светлые.

Сем. *Convallariaceae* Horaninov (1834) (*Speiranthea*, *Theropogon*, *Convallaria*, *Reineckia*).

Корневищные травы с безлистным цветоносным побегом — стрелкой. Тычинки адаксиальные, семена светлые или черные. Согласно серологическим данным, близко к сем. *Ruscaceae*.

Сем. *Dracaenaceae* Salisbury (1866) (*Dracaena*, *Cordylina*, *Sansevieria*, *Nolina*, *Dasylirion*, *Calibanus*).

Древовидные растения (исключение составляет род *Sansevieria*). Околоцветник сростнолепестный, тычинки адаксиальные, интрорзные. Семена светлые.

Роды *Nolina*, *Dasylirion*, *Calibanus* представляют собой аридизированные производные мезофитных предков, видимо, сходных с *Dracaena*. При признании единства сем. *Agavaceae* хотя бы в объеме подсемейств *Agavoideae* и *Yuccoideae* выделение сем. *Nolinaceae* кажется излишним. Серологически роды *Nolina* и *Dracaena* очень близки (Чупов, Кутявина, 1978).

Сем. *Polygonataceae* Salisbury (1866) (*Polygonatum*, *Smilacina*, *Majanthemum*).

Корневищные травянистые растения с олиственным цветоносным побегом, адаксиальными пыльниками, светлыми семенами.

Предлагаемая система имеет определенное сходство с системами R. Dahlgren с соавт. (1985) и А. Л. Тахтаджяна (1987) (см. таблицу). В ней, так же как и в системах этих авторов, сем. *Liliaceae* sensu Engler (1888)—Krause (1930) признается неестественным и входящие в него роды помещаются в разные порядки. Но между предлагаемой системой и системами указанных выше авторов имеются и определенные различия. Так, мы, так же как и Dahlgren с соавт., предлагаем выделять порядок *Liliales*, но в составе всего 2 семейств — *Medeolaceae* и *Liliaceae*, представляющих собой отдельную филогенетическую линию родов, претерпевших определенные эволюционные преобразования во вполне определенном направлении (см. выше). Остальные семейства, которые Dahlgren с соавт. относят к этому порядку, не принадлежат к данному направлению эволюционной изменчивости, и большинство из них, видимо, должно составлять массив моно- и олиготипных таксонов, принадлежащих к порядку *Melanthiales* и премелантиоидным группам.

В системах и Dahlgren, и Тахтаджяна сем. *Iridaceae* отнесено к одной группе родства с сем. *Liliaceae*. Однако сем. *Iridaceae* не обладает тем набором эмбриологических признаков, который характерен для представителей порядка *Liliales*, но в то же время имеет ряд морфологических особенностей, общих с особенностями представителей порядка *Asparagales*, и вполне естественно занимает место одного из примитивных членов этой филогенетической линии. Серологические данные также свидетельствуют о большей близости сем. *Iridaceae* к членам порядка *Asparagales*, чем к семействам лилиоидно-мелантиоидной группы.

Из группы семейств порядка *Asparagales* нами несколько выделяется сем. *Amaryllidaceae*, помещаемое в отдельный подпорядок. Оно значительно

Фрагменты различных систем однодольных (в пределах исследованных в настоящей статье таксонов)

A. Engler (1888), K. Krause (1930)	R. Dahlgren et al. (1985)	А. Л. Тахтаджян (1987)	В. С. Чупов (настоящая статья)
Liliaceae	***Liliiflorae***	***Lilianae***	***Lilianae***
Melanthioideae	*Dioscoreales*	*Liliales*	*Melanthiales*
Tofieldieae	*Dioscoreaceae*	*Melanthiaceae*	*Melanthiaceae*
Petrosavieae	*Taccaceae*	*Calochortaceae*	*Tofieldiaceae*
Veratreae	*Trilliaceae*	*Iridaceae*	etc.
Uvularieae	*Smilacaceae*	*Medeolaceae*	*Liliales*
Tricyrteae	etc.	*Liliaceae*	*Medeolaceae*
Asphodeloideae	*Asparagales*	etc.	*Liliaceae*
Asphodelinae	*Philesiaceae*	*Amaryllidales*	
Anthericinae	*Luzuriagaceae*	*Asphodelaceae*	***Asparaganae***
Dianellinae	*Asparagaceae*	*Hyacinthaceae*	
Hemerocallidinae (incl. *Hosta, Hemerocallis, Phormium,*	*Convallariaceae*	*Alliaceae*	*Iridales*
	Ruscaceae	*Funkiaceae*	*Iridaceae*
Blandfordia)	*Dracaenaceae*	*Agavaceae*	*Blandfordiaceae?*
Aloineae	*Nolinaceae*	*Hemerocallidaceae*	*Asparagales*
Allioideae	*Blandfordiaceae*	*Phormiaceae*	*Amaryllidinae*
Agapantheae	*Agavaceae*	*Blandfordiaceae*	*Amaryllidaceae*
Allieae (incl. *Gagea*)	*Ixioliriaceae*	*Amaryllidaceae*	*Hyacinthaceae*
Gillesieae	*Phormiaceae*	*Ixioliriaceae*	*Asparaginae*
Miluleae	*Hemerocallidaceae*	etc.	*Hemerocallidaceae*
Lilioideae	*Asphodelaceae*	*Asparagales*	*Eustrephaceae*
Scilloideae	*Anthericaceae*	*Convallariaceae*	*Phormiaceae*
Dracaenoideae	*Funkiaceae*	*Ruscaceae*	*Asphodelaceae*
Yucceae	*Hyacinthaceae*	*Asparagaceae*	*Alliaceae*
Nolineae	*Alliaceae*	*Dracaenaceae*	*Agavaceae*
Asparagoideae (incl. *Ruscaceae*)	*Amaryllidaceae*	*Nolinaceae*	*Ruscaceae*
Polygonateaea (incl. *Clintonia,*	etc.	etc.	*Convallariaceae*
Streptopus)	*Melanthiales*	*Smilacales*	*Asparagaceae*
Convallarieae	*Melanthiaceae*	*Luzuriagaceae*	*Dracaenaceae*
Parideae (incl. *Medeola, Scoliopus*)	*Campynemaceae*	*Philesiaceae*	*Polygonataceae*
	Liliales	*Smilacaceae*	
	Liliaceae,	etc.	
Amaryllidaceae (incl.	*Iridaceae*	*Dioscoreales*	
Ixioliriaceae, Agavaceae,	*Orchidaceae*	*Dioscoreaceae*	
Alstroemeriaceae)	etc.	*Trilliaceae*	
Iridaceae		etc.	
		Taccales	
		Taccaceae	

отличается от других семейств этого порядка серологически (Чупов, Кутявина, 1978), а также довольно широким распространением среди его членов примитивных признаков. Dahlgren с соавт. в своей системе не подразделяют на более мелкие группы порядок *Asparagales*, куда помещено сем. *Amaryllidaceae.* Тахтаджян же, основываясь главным образом на традиционном признаке — типе строения плода, разделяет рассматриваемую группу семейств на 2 порядка. Семейства с ягодообразным плодом отнесены им к порядку *Asparagales*, а имеющие плод-коробочку — к порядку *Amaryllidales.* Как мы видели, эти 2 группы семейств имеют массу общих признаков и если и могут быть разделены, то на уровне, более низком, чем порядок, и в несколько ином составе. Так, отдельную группу родства могут составлять семейства *Phormiaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Eustrephaceae.* Отдельную ветвь могут составить семейства *Convallariaceae*, *Ruscaceae* и т. п. Несомненно, однако, что такие семейства, как *Luzuriagaceae*, *Blandfordiaceae*, а также роды *Philesia* и *Lapageria* сем. *Philesiaceae*, помещаемые Dahlgren в порядок *Asparagales*, не могут быть там оставлены, так как имеют ряд примитивных признаков, не

свойственных представителям этого порядка: примитивные сосуды, абаксиальное или (*Blandfordia*) маргинальное положение пыльников, коричневую окраску семян, перигониальные нектарники, семенную кожуру, состоящую из производных обоих интегументов; за исключением рода *Blandfordia*, у них у всех сетчатое жилкование листьев. По сходным же причинам не могут быть оставлены в порядке *Asparagales* роды *Clintonia* и *Streptopus*, имеющие к тому же явное эмбриологическое и серологическое сходство с представителями сем. *Liliaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Структура, классификация и направление эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308—1320.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., 1977. 213 с.

Попов М. Г. Основы флорогенетики М., 1963. 135 с.

Сатарова Т. Н. Эмбриология представителей сем. *Asparagaceae*: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 213 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 440 с.

Чупов В. С. Положение *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. l.) в системе. Серологическое исследование // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 6. С. 762—771.

Чупов В. С. Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. str.) в системе. Анализ признаков // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 11. С. 1451—1461.

Чупов В. С. Некоторые особенности эволюции тычинки и частей околоцветника покрытосеменных // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 323—333.

Чупов В. С. О положении родов *Simethis* и *Geitonoplesium* в системе // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 904—908.

Чупов В. С. Некоторые таксономически и филогенетически важные признаки строения тычинок // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 7. С. 965—974.

Чупов В. С. Заметки о филогенетических связях некоторых групп однодольных // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 8. С. 1092—1102.

Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 473—493.

Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа // Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980. С. 101—110.

Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Серологические исследования в порядке *Liliales*. 1 // Бот. журн. 1981а. Т. 66. № 1. С. 75—81.

Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Серологические исследования в порядке *Liliales*. 2 // Бот. журн. 1981б. Т. 66. № 3. С. 452—462.

Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н. Морфолого-анатомические признаки семян представителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 952—964.

Björnsted I. Comparative embryology of *Asparagaceae—Polygonataceae* (*Liliaceae*) // Nytt Mag. Bot. 1970. Vol. 17. N 3-4. P. 169—207.

Cheadle V. Vessels in *Iridaceae* // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 3. P. 245—248.

Cheadle V. Vessels in *Amaryllidaceae* and *Thecophylleaceae* // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. N 1. P. 8—16.

Dahlgren R., Clifford H., Yeo P. The families of the monocotyledons. Berlin, 1985. 520 p.

Daumann E. Das Blütennertarium der Monokotyledonen // Feddes Repert. 1970. Vol. 80. N 7. P. 463—590.

Engler A. *Liliaceae* // Die Natürlichen Pflanzenfam. A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1888. Bd 2. S. 10—91.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandschaftsferhältnisse der Lilienfloren // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1969. Bd 8. S. 212—538.

Krause K. Liliaceae // A. Engler. Die natürlichen Pflanzenfam. 2 Aufl. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 227—385.

Williams C. A. Biosystematics of the Monocotyledoneae — flavonoid patterns in leaves of *Liliaceae* // Biochem. Syst. Ecology. 1975. Vol. 3. N 2. P. 229—244.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 XI 1992

SUMMARY

The results of the author's study in the systematics of the *Liliales* and *Asparagales* are summarised. A diagram of the phylogenetic relations and the system of this groupe are given. The taxa considered previously as the members of the *Liliaceae* are separated in the different orders representing two various evolutionary lines. Initially the *Liliales* has passed the stage of the evolution of embryological structures resulted in the formation of the *Medeolaceae* (four genera). This family is not yet distinguishable from the *Melanthiales* morphologically, however their most advanced members are embryologically similar to the members of the *Liliaceae*. Transformation of the morphological features was the next evolutionary stage of this group. Initially the *Asparagales* developed by the way of morphological changings of their members and they are more advanced than the members of the *Liliales*. However embryologically the former are more primitive than the latter.

УДК 581.526.433.3(574) : 551.794/.799

К. В. Кременецкий, П. Е. Тарасов, А. Е. Черкинский

ИСТОРИЯ ОСТРОВНЫХ БОРОВ КАЗАХСТАНА В ГОЛОЦЕНЕ

K. V. KREMENETSKY, P. E. TARASOV, A. E. CHERKINSKY. HOLOCENE HYSTORY OF THE KAZAKHSTAN «ISLAND» PINE FORESTS

Результаты изучения 5 разрезов озерно-болотных отложений показали, что в конце позднеледниковья и в пребореале — 12 000—9500 лет назад (л. н.) — в Казахстане господствовали злаково-полынные степи. В долинах рек произрастали еловые редколесья. Сухой климат господствовал 9500—6000 л. н. Распространение *Pinus sylvestris* до современной южной границы своего ареала произошло между 6500 и 5500 л. н. *Quercus, Tilia, Ulmus* проникли в Казахский мелкосопочник между 6000 и 4500 л. н. и сохранились до 1100—800 л. н. Распространение монодоминантных сосновых боров началось около 5500 л. н. и продолжилось до 1900—1500 л. н. Выявлена подвижность южной границы ареала сосны в Казахстане в голоцене.

Растительный покров казахского мелкосопочника и прилегающих к нему территорий издавна привлекал внимание исследователей. Это связано с тем, что рассматриваемые территории являются переходной зоной между степями юга Западно-Сибирской низменности и пустынями Средней Азии, между горами Урала и Алтая. Вследствие особенностей геологического строения и рельефа северного и центрального Казахстана здесь сосуществуют различные типы растительности — от лесных до степных. Эти территории входят в Западно-Сибирскую лесостепную и Заволжско-Казахстанскую степную провинции Причерноморско-Казахстанской степной подобласти (Лавренко и др., 1991).

С конца прошлого века значительное внимание уделялось изучению распространения березово-осиновых и сосновых лесов на юге Западно-Сибирской низменности и Казахского мелкосопочника, а также присутствию в этих лесах растений бореального флористического комплекса. Было установлено, что распределение лесов связано с климатом и эдафическим фактором, создающим благоприятные для произрастания деревьев условия увлажнения. При продвижении с севера на юг, с увеличением континентальности климата и повышением летней температуры воздуха происходят закономерное сокращение площади лесных формаций и обеднение флористического состава бореального комплекса (Гордягин, 1916; Кучеровская, 1916; Воронов, 1954; Василюхина, 1969; Карамышева, Рачковская, 1973; Горчаковский, 1987; Баймухамбетова, 1989).

И. М. Крашенинников (1939), проанализировав распределение элементов бореальной флоры в лесах Казахского мелкосопочника, сделал вывод о том, что бореальные реликты в островных лесах этого региона остались со времен, более благоприятных для их существования во всем мелкосопочнике, и что обеднение древесной растительности — явление вторичное, обязанное процессам ксерофитизации, происходившим главным образом в голоцене. Позднее мнение о реликтовом характере степных боров Казахстана было поддержано Л. Н. Грибановым (1957) и П. Л. Горчаковским (1987). Иную точку зрения высказал В. Н. Сукачев (1948). Опираясь на результаты спорово-пыльцевого

анализа донных отложений оз. Большое Чебачье, расположенного в Боровском массиве Кокчетавской обл., он сделал вывод о том, что первоначально в местных лесах господствовала береза. На основании имевшихся к тому времени материалов он предположил, что распространение сосны в островных борах севера Казахстана происходило после ксеротермического периода голоцена и что для выяснения истории Боровского лесного массива необходимы дальнейшие исследования.

В связи с неблагоприятными климатическими условиями торфяные болота имеют крайне ограниченное распространение на территории Казахстана: они находятся только в местах с благоприятными локальными условиями увлажнения. Ботаническое изучение торфяных болот Казахстана проводилось В. Ф. Семеновым (1930) и А. А. Смиренским (1946, 1951).

Первые спорово-пыльцевые исследования торфяников Казахстана были проведены в 30—40-е годы несколькими исследователями (Крупеников, 1941; Лавров, 1948; Анисимова, 1951; Жаркова, 1967). Полученные данные позволили М. И. Нейштадту (1957) прийти к заключению о сравнительно молодом возрасте торфяников Казахстанской степной провинции.

Позднее спорово-пыльцевой анализ поверхностных проб, аллювиальных отложений и археологических стоянок центрального и северного Казахстана осуществлялся М. Н. Клапчуком (1968, 1969) и Л. Н. Чупиной (1969, 1971, 1981). Спорово-пыльцевой анализ колонки донных отложений оз. Боровое (53°04′ с. ш., 70°17′ в. д.) в Боровском лесном массиве был проведен Г. Н. Бердовской (1990). Результатами анализа подтверждены представления Сукачева о том, что первоначально в Боровском массиве господствовали березовые леса.

Таким образом, в связи с недостаточной изученностью голоценовых отложений Казахстана было трудно провести палеогеографическую интерпретацию имеющихся данных, сопоставление с общепринятой хроностратиграфической шкалой голоцена и корреляцию с прилегающими регионами. Поэтому летом 1990 г. полевым отрядом Института географии АН СССР под руководством К. В. Кременецкого и с участием П. Е. Тарасова (географический факультет МГУ) был обследован ряд торфяников и пресных озер, находящихся в Казахском мелкосопочнике и на южной окраине Западно-Сибирской низменности (рис. 1).

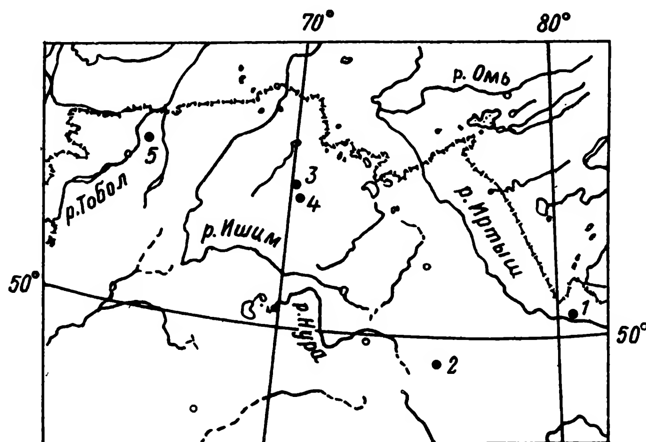


Рис. 1. Схема расположения изученных разрезов голоценовых озерных и болотных отложений в Казахском мелкосопочнике и на южной окраине Западно-Сибирской низменности.

1 — болото Озерки (50°25′ с. ш., 80°28′ в. д.); *2* — оз. Пашенное (49°22′ с. ш., 75°24′ в. д.); *3* — оз. Карасье (53°02′ с. ш., 70°13′ в. д.); *4* — болото Котырколь (52°58′ с. ш., 70°23′ в. д.; Тарасов, 1991); *5* — болото Моховое (53°46′ с. ш., 64°15′ в. д.).

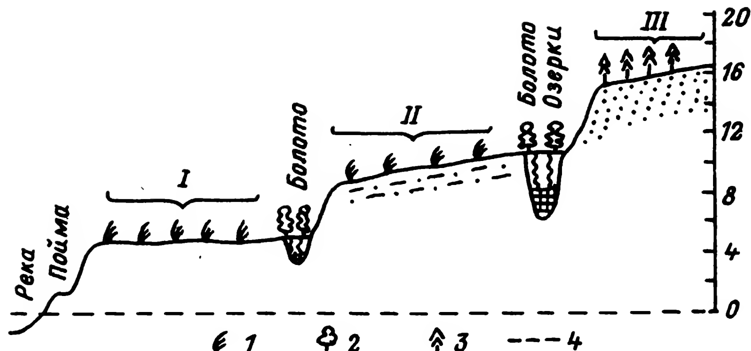


Рис. 2. Схема строения террас правого борта долины р. Иртыш, растительного покрова и положения болот выше г. Семипалатинска (около 50°25′ с. ш.).

I—III — надпойменные террасы; *1* — степная растительность; *2* — леса на болотах (береза, осина); *3* — сосновые боры; *4* — урез воды р. Иртыш. По вертикальной оси — высота над урезом воды, м.

Наиболее полная картина истории изменений растительности и климата в позднеледниковье и в голоцене на южной окраине Западно-Сибирской низменности предстает при рассмотрении разреза озерно-болотных отложений Озерки под г. Семипалатинском. Болото расположено на правом берегу р. Иртыш у подножия *III* надпойменной песчаной террасы. Торфообразованию в этом районе способствовали особенности строения долины р. Иртыш (рис. 2).

Пойма высотой до 1.5 м и шириной до 100 м переходит в *I* надпойменную террасу шириной от 3 до 5 км, возвышающуюся над поймой на 3—4 м. В тыловой части *I* надпойменной террасы, у подножия *II* надпойменной террасы, имеются старичные понижения, занятые озерами и небольшими торфяными болотами. *II* надпойменная терраса сложена преимущественно легким супесчаным и песчаным материалом, она возвышается над *I* надпойменной террасой на 4—6 м. У подножия *III* надпойменной террасы протянулась узкая цепочка древнестаричных понижений, занятая озерами и торфяными болотами. *III* песчаная надпойменная терраса возвышается над *II* на 3—6 м. В пойме встречается луговая растительность, на *I* и *II* террасах — степная, на *III* террасе расположен сосновый бор. Болота заросли березово-осиновым лесом. Болото Озерки — наиболее мощный и крупный торфяник Семипалатинского Прииртышья. Восточная часть этого болота описана Смиренским (1946, 1951) под названием «Актюбинская согра». Нами были отобраны образцы из скважины в западном контуре болота Озерки, в месте с наибольшей мощностью озерно-болотных отложений. Разрез болота Озерки имеет следующее строение (см. колонку на рис. 3):

0—2.40 м — торф тростниковый низинный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud), с небольшим участием осок (*Carex rostrata* Stokes, *C. cespitosa* L., *C. appropinquata* Schum., *C. elata* All.), камыша *Scirpus lacustris* L., вахты *Menyanthes trifoliata* L.;[1]

2.40—4.10 м — диатомовый сапропель, темноокрашенный, с глубины 3. 0 м опесчаненный, с включениями растительных остатков;

4.10—4.70 м — супесь серая, с включениями растительных остатков, с раковинами моллюсков (Pisidium (Eupisidium) amnicum Müller, Planorbis planorbis L., Radix lagotis Schrank),[2] с глубины 4.45 м желтеет — озерные отложения;

видимая глубина 4.70—4.75 м — песок желтый, мелкий.

В спорово-пыльцевой диаграмме разреза озерно-болотных отложений Озерки нами выделено 6 спорово-пыльцевых зон (рис. 3).

---

[1] Ботанический анализ торфа в разрезах Озерки и Моховое проведен В. А. Георгиевой (ПГО Торфгеология).

[2] Определения моллюсков в разрезах Озерки и Пашенное проведены П. В. Матекиным (МГУ).

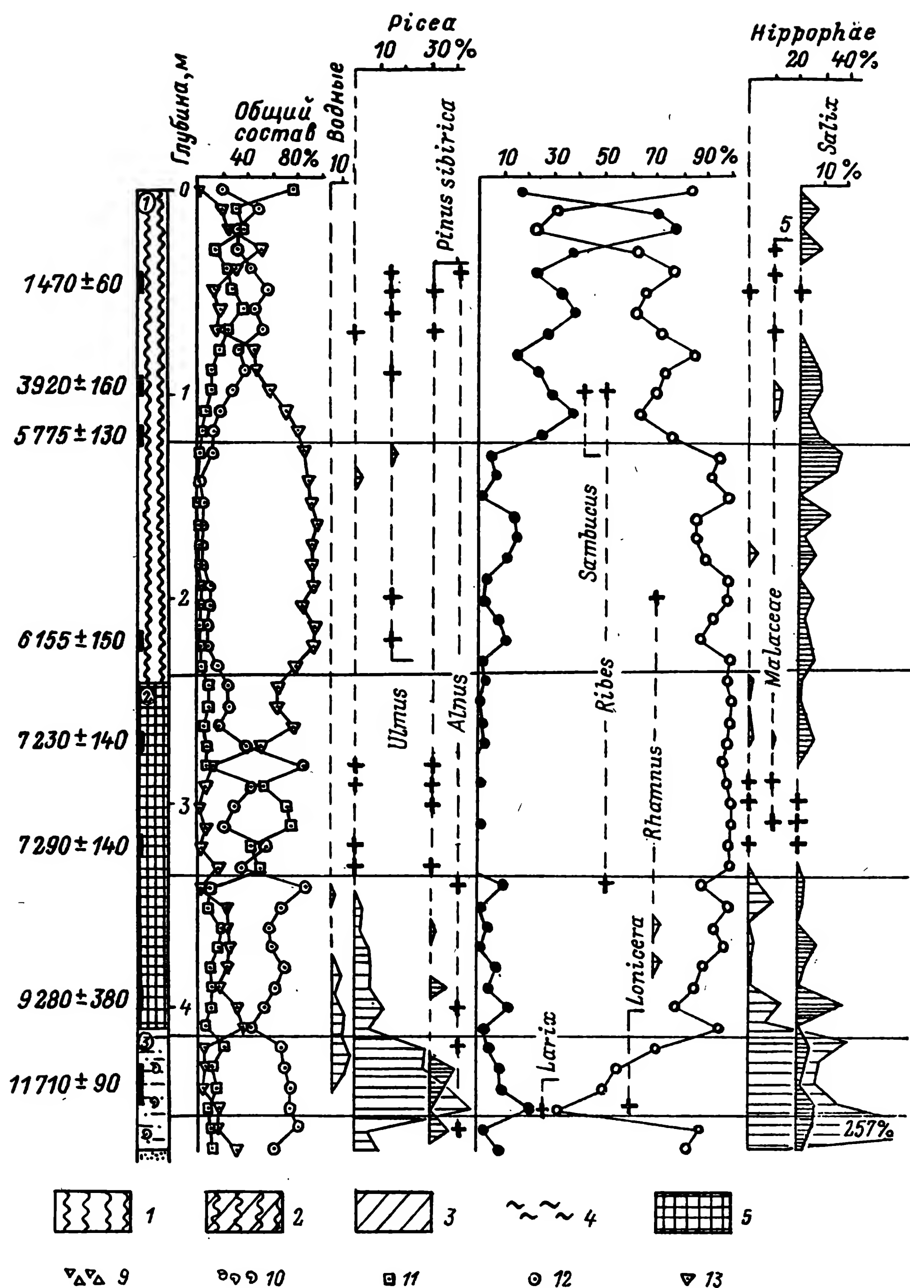


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза болота Озерки (анализ выполнен П. Е. Тарасовым, К. В. Кременецким).

Условные обозначения к рис. 3—5: *1* — торф тростниковый; *2* — торф тростниково-осоковый; *3* — торф осоковый; *4* — сфагновые мхи; *5* — сапропель диатомовый; *6* — суглинок; *7* — супесь; *8* — песок; *9* — гранитная дресва: *10* — раковины моллюсков; *11* — пыльца деревьев и кустарников; *12* — пыльца травянистых растений; *13* — споры; *14* — пыльца сосны; *15* — пыльца березы; *16* — место отбора образцов на радиоуглеродный анализ.

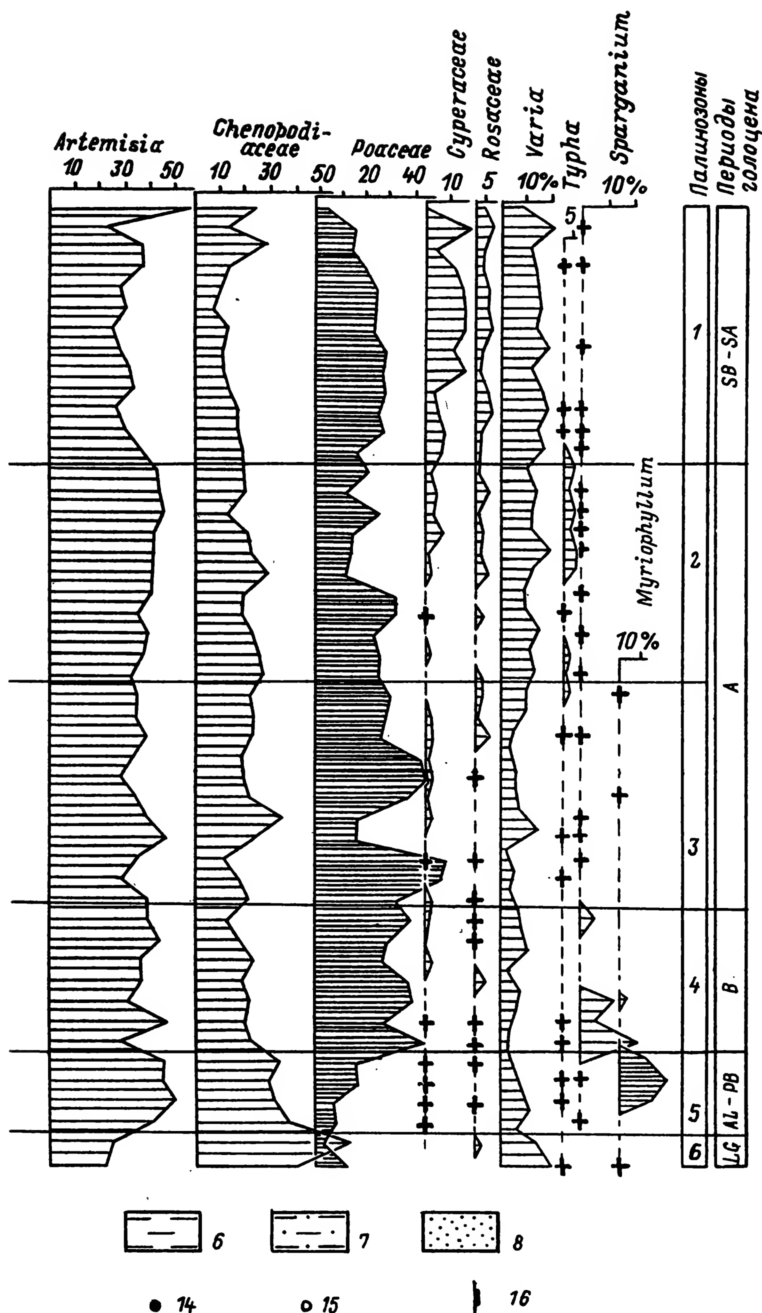


Рис. 3 (*продолжение*).

Нижняя палинозона *6* соответствует основанию слоя древнестаричных супесей. В общем составе преобладает пыльца травянистых растений (60—80%), пыльца древесных пород составляет около 10%, остальное приходится на долю спор папоротников. В составе пыльцы древесных пород и кустарников преобладает пыльца березы (80—85%), присутствует пыльца ели, сосны, кедра сибирского, ивы. Следует отметить пик пыльцы облепихи — до 257%. В составе

пыльцы трав первое место занимает пыльца маревых (зафиксировано максимальное для всего разреза содержание — до 60%); на втором месте находится пыльца полыни (до 26%); заметно содержание пыльцы злаков (до 13%), сложноцветных, крестоцветных. Определены единичные пыльцевые зерна водных растений (рогоз, уруть). Из спор встречаются споры папоротников.

Судя по составу спорово-пыльцевых спектров, во время формирования палинозоны *6* в Семипалатинском Прииртышье были распространены сухие злаково-полынные и полынные степи и полупустыни. На нарушенных грунтах, солонцах, подах обильно росли маревые. Древесная растительность была представлена березовыми редколесьями, встречавшимися в долине р. Иртыш. В этой долине в местах с лучшим увлажнением и на склонах южной экспозиции изредка встречались ель, кедр сибирский. По берегам водоемов росли ольха, ива. На освещенных незакрепленных склонах были широко распространены заросли облепихи. Датировка, полученная из вышележащей части супесей (рис. 3), [3] позволяет заключить, что накопление осадков в древнестаричном озере началось около 13 000 л. н.

Палинозона *5* соответствует верхней части толщи древнестаричных супесей и охватывает интервал времени от 12 000 до 9500 л. н.

Соотношение основных групп пыльцы и спор в общем составе почти не изменилось по сравнению с нижележащей палинозоной *6*. Следует лишь отметить увеличение доли пыльцы водных растений (уруть), свидетельствующее о распространении водной растительности в озере.

В составе пыльцы древесных пород отмечается пик пыльцы ели (до 40%), синхронный падению доли пыльцы березы. Отмечаются также некоторое (до 20%) увеличение доли пыльцы сосны и значительное (до 30—40%) сокращение содержания пыльцы облепихи по сравнению с таковым в палинозоне *6*. Определены пыльцевые зерна лиственницы и жимолости. В составе пыльцы травянистых растений в палинозоне *5* обращают на себя внимание значительное уменьшение доли пыльцы маревых (до 25—30%) и рост содержания пыльцы полыни (до 50%) и злаков (до 18%). Доля пыльцы полыней в спорово-пыльцевых спектрах превысила долю пыльцы маревых; подобное соотношение этих двух важнейших компонентов спектра пыльцы травянистых растений сохраняется и выше по разрезу.

Судя по структуре спорово-пыльцевых спектров, в конце позднеледниковья—начале голоцена произошло некоторое смягчение природно-климатических условий. В травяном покрове на водоразделах и в долине р. Иртыш господствовали злаково-полынные сухостепные сообщества. Падение значения маревых в травяном покрове указывает на сокращение площадей засоленных местообитаний, что в свою очередь служит указанием на уменьшение сухости климата. В долине р. Иртыш появились разреженные еловые редколесья с участием лиственницы, сосны, сибирского кедра, березы.

При радиоуглеродном датировании выявлено, что довольно существенная смена палеогеографической обстановки и начало образования диатомового сапропеля в озере произошли около 9500 л. н., т. е. на рубеже пребореального и бореального периодов голоцена. Изменение природно-климатических условий отразилось на составе спорово-пыльцевых спектров, объединяемых в палинозону *4*, которая соответствует бореальному периоду голоцена (рис. 3).

Существенных изменений в общем составе пыльцы и спор в палинозоне *4* не отмечено, если не считать резкого падения доли пыльцы водных растений

---

[3] Дата 11 710 ± 90 л. н., ТО-3026 из разреза Озерки и дата 5100 ± 60, ТО-3027 получены по вытяжкам гуминовых кислот на ускорителе Радиоуглеродной лаборатории Университета г. Торонто (Канада) д-ром Р. П. Бойкенсом благодаря любезному содействию д-ра Г. М. МакДональда (Университет МкМастер, г. Гамильтон, Канада).

в верхней половине палинозоны, после чего пыльца водных растений уже не играла существенной роли в составе спорово-пыльцевых спектров.

В составе пыльцы древесных пород в палинозоне *4* обращают на себя внимание уменьшение и падение у верхней границы палинозоны доли пыльцы ели, сибирского кедра, сосны, ивы, облепихи. Заметно возросла доля пыльцы березы. Отмечена пыльца крушины и рябины. В составе пыльцы травянистых растений следует отметить увеличение содержания пыльцы злаков. В составе спор в палинозоне *4*, как и выше по разрезу, никаких изменений не зафиксировано: господствуют споры папоротников.

По составу спорово-пыльцевых спектров палинозоны *4* можно сделать вывод о том, что в начале бореального периода голоцена в Семипалатинском Прииртышье исчезли хвойные насаждения. На фоне сухих степей сохранились небольшие березовые колки да заросли ивы с ольхой в местах с повышенным увлажнением. Вдоль берегов древнестаричного озера появились заросли тростника и стрелолиста. Причиной подобных изменений в составе растительного покрова было глобальное потепление, продолжавшееся в пребореальном и бореальном периодах голоцена и сопровождавшееся в данном районе некоторым сокращением количества выпадающих осадков.

Формирование палинозоны *3* пришлось на заключительный этап существования древнестаричного озера, соответствующий большей части первой половины атлантического периода голоцена (около 8000—6500 л. н.) (рис. 3). Скорость осадконакопления в озере резко возросла между 7500—7400 и 7100—7000 л. н. На этом уровне зафиксированы резкие колебания содержания пыльцы трав и древесных пород и кустарников в общем составе спорово-пыльцевых спектров, не связанные с изменениями в составе растительности или климатическими изменениями, а объясняющиеся колебаниями пыльцевой продуктивности, вызванными влиянием локальных биологических факторов. Характерно изменение содержания спор папоротников. За счет резкого увеличения суммарного содержания спор папоротников в общем составе в верхней части палинозоны *3* происходит сокращение суммарного содержания пыльцы деревьев и кустарников и суммарного содержания пыльцы трав. Рост величины суммарного содержания спор папоротников указывает на интенсивный процесс обмеления и зарастания озера, сопровождающийся распространением покрова папоротников на заболоченных участках.

В составе пыльцы древесных пород в палинозоне *3* господствует пыльца березы, пыльца прочих деревьев встречается в незначительном количестве.

Состав пыльцы травянистых растений не претерпел существенных изменений по сравнению с таковым в палинозоне *4*. Можно отметить почти полное отсутствие пыльцы водных растений. Состав спорово-пыльцевых спектров позволяет заключить, что в первой половине атлантического периода состояние растительного покрова и климатические условия были сходными с теми, которые характерны для бореального периода голоцена. Преобладала сухостепная растительность. В пойме р. Иртыш и на *III* надпойменной песчаной террасе росли березово-осиновые колки. В подлеске колков, по-видимому, как и в настоящее время, росли шиповник и другие кустарники.

Около 6500 л. н. процесс зарастания и заболачивания озера завершился, началось формирование низинного торфяного болота. Радиоуглеродное датирование указывает на довольно высокую скорость торфонакопления в болоте — между 6500 и 5500 л. н. Новому этапу в истории болотного массива Озерки соответствует палинозона *2* (около 6500—5500 л. н.); в ней содержание пыльцы деревьев и травянистых растений упало до минимальных значений для всей диаграммы, а содержание спор папоротников было максимальным.

В составе пыльцы древесных пород в палинозоне *2* отмечаются некоторый рост доли пыльцы сосны и ивы, присутствие единичных пыльцевых зерен

вяза, облепихи. В спектре пыльцы травянистых растений следует отметить в верхней части палинозоны увеличение доли пыльцы осок и постоянное содержание пыльцы рогоза.

При интерпретации палиноспектров в палинозоне *2* важно различать изменения в их составе, вызванные зарастанием озера и началом торфонакопления, и изменения, связанные с эволюцией растительного покрова Семипалатинского Прииртышья. Первоначально болото, возникшее при зарастании озера, было сильно обводнено, в его наиболее обводненных частях рос рогоз. Тростник образовывал основной ярус травостоя на болоте, под его пологом формировался более низкий ярус из осок, розоцветных, с участием василистников. На болоте образовался также мощный покров папоротников, что и определило рост кривой содержания спор в общем составе спорово-пыльцевых спектров на уровне палинозоны *2*.

Согласно палинологическим данным, около 6300—6200 л. н. сосна в своем распространении достигла Семипалатинского Прииртышья и появилась в составе лесов на *III* песчаной надпойменной террасе р. Иртыш. Там же росли и березовые колки. Однако сосна еще не формировала сплошных боров, чем и объясняется низкое процентное содержание ее пыльцы в палинозоне *2*. Во второй половине атлантического периода (после 6000 л. н.) в составе лесов Семипалатинского Прииртышья появился вяз, входивший в виде примеси во второй ярус древостоя. По берегам реки и болот тянулись заросли ивы. *I* и *II* надпойменные террасы р. Иртыш, а также некоторые участки на *III* надпойменной террасе были заняты полынно-злаковыми степями. Состав растительного покрова свидетельствует о благоприятных климатических условиях второй половины атлантического периода.

В верхней палинозоне *1* в общем составе наблюдаются рост содержания пыльцы деревьев и травянистых растений, падение доли спор. В группе пыльцы древесных пород отмечено увеличение пыльцы сосны. В средней части палинозоны спорадически появляется пыльца вяза. В составе пыльцы осоковых произошел заметный рост доли пыльцы осок.

Изменения в составе спорово-пыльцевых спектров показывают, что в травяном покрове болота значительно возросла роль осок. Болото стало менее обводненным и постепенно заросло березово-осиновым лесом с бузиной, шиповником, смородиной в подлеске.

Следует отметить, что судя по датам, слои конца атлантического и начала суббореального периодов (5500—4000 л. н.) в разрезе отсутствуют. По-видимому, торф выгорел в начале суббореального периода, когда в связи с аридизацией климата могло происходить временное обсыхание болота. Уже около 5500 л. н. произошло значительное распространение монодоминантных сосновых боров в Семипалатинском Прииртышье, и начиная с этого времени общая структура растительного покрова Семипалатинского Прииртышья приобрела современный облик.

В наиболее возвышенной юго-восточной части Казахского мелкосопочника, в Каркаралинском горном массиве, был изучен разрез донных отложений пресного оз. Пашенное. Каркаралинские горы представляют собой интрузивный гранитный массив высотой до 1400 м над ур. м. Благоприятные эдафические условия и повышенное по сравнению с окружающими территориями количество осадков делают возможным произрастание в Каркаралинских горах сосновых лесов с примесью березы. Это самый крупный сосновый бор в южной части Казахского мелкосопочника (южнее — в горах Кызыл-Рай — встречаются только сосновые и березовые редколесья). В составе местной флоры присутствуют довольно многочисленные бореальные реликты. Здесь же в долине р. Каркаралинки обнаружено самое южное в Казахском мелкосопочнике местонахождение сфагнового мха *Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr. (Денисова, 1962).

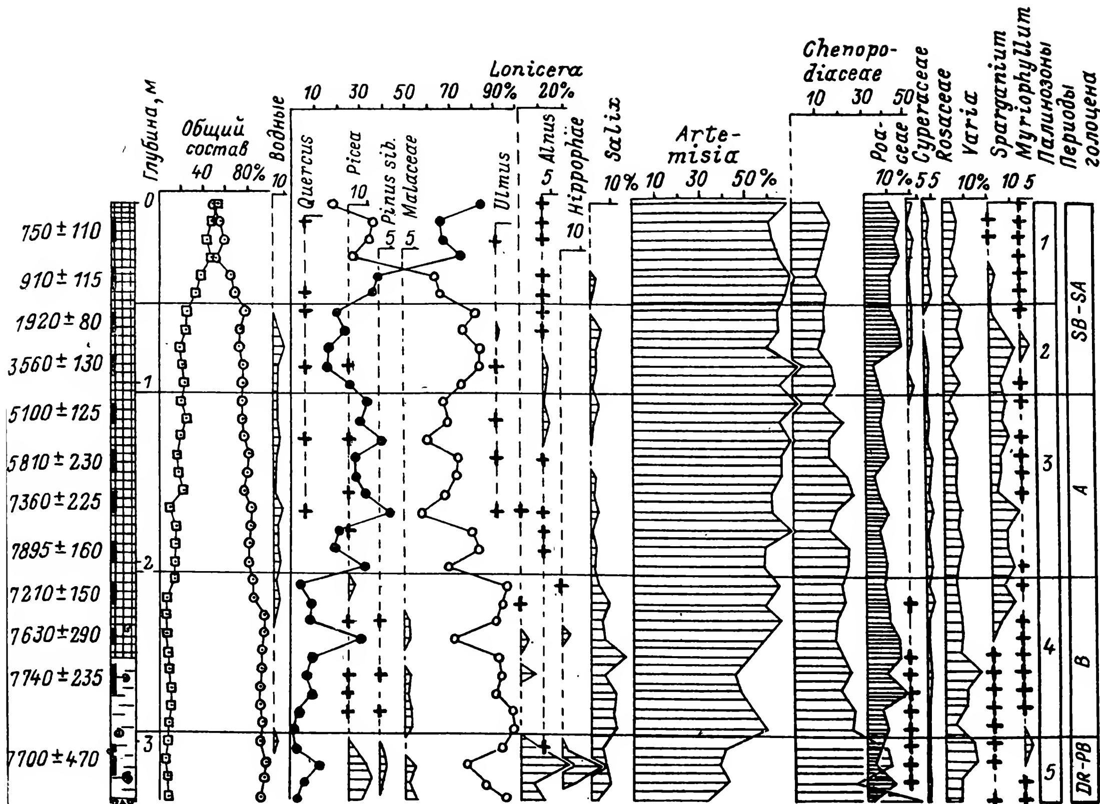


Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза оз. Пашенное (анализ выполнен П. Е. Тарасовым).

Оз. Пашенное находится на окраине Каркаралинского массива, в межгорной котловине, на высоте 882 м над ур. м. Высота гранитных сопок рядом с озером доходит до 1095 м над ур. м. Озеро овальной формы, площадью около 20 га. На сопках вокруг озера растет сосна, а на болотистых участках по краям озера и на сплавинах — береза, осина, ива.

Бурение донных отложений произведено с одной из сплавин, находяшейся в средней части озера. Скважиной были вскрыты следующие слои (рис. 4):

0—0.30 м — очес;

0.30—1.50 м — торф осоково-моховой (сплавина);

1. 50—3. 75 м — вода;

3.75—6.30 м — сапропель диатомовый, коричнево-серый, с включениями растительных остатков; с глубины 5.5 м появляются редкие включения раковин моллюсков Gyraulus gredleri (Bielz.) Gredler, Radix lagotis Schrank, Pisidium amnicum Müller;

6.30—7.10 м — суглинок светло-серый, с включениями растительных остатков, раковин моллюсков Gyraulus gredleri (Bielz.) Gredler, Pisidium amnicum Müller, Lymnaea (peregra) stagnalis L., Planorbis sp.; с глубины 6.90 м — с включениями мелкой дресвы гранита;

с глубины 7.10 м — гранитная дресва — ложе озерной котловины.

Спорово-пыльцевая диаграмма разреза донных отложений оз. Пашенное представлена на рис. 4. Радиоуглеродное датирование позволило получить представление о возрасте верхней части толщи озерных отложений за последние 8000 лет. В нижней части колонки озерных отложений начиная с глубины 2.15 м, если считать от кровли донных отложений, радиоуглеродные датировки омоложены, и возраст нижней части толщи озерных отложений устанавливается

путем сопоставления нижних (*4* и *5*) спорово-пыльцевых зон диаграммы разреза оз. Пашенное с датированными палинозонами диаграммы разреза болота Озерки (рис. 3).

Палинозона *5* соответствует нижней части слоя озерных суглинков (рис. 4). Она характеризуется господством в общем составе пыльцы травянистых растений. В составе пыльцы древесных пород преобладает пыльца березы; присутствует пыльца ели (до 10%), сибирского кедра (до 3%), сосны (до 15%), ив (до 10%). Характерны пики содержания пыльцы облепихи (до 18%), жимолости (до 20%). В составе пыльцы травянистых растений в палинозоне *5*, как и по всему разрезу, преобладает пыльца маревых (особенностью палинозоны *5* является максимальное для всей диаграммы содержание пыльцы маревых — до 55%), полыни, злаков (до 12%). Пыльца прочих трав, водных растений и спор отмечена в незначительном количестве.

По составу спорово-пыльцевых спектров в палинозоне *5* можно определить, что в начальную фазу заполнения озерной котловины донными суглинистыми осадками в Каркаралинском массиве господствовали открытые ландшафты сухих злаково-полынных и полынных степей. Обилие пыльцы маревых свидетельствует о широком распространении минерализованных грунтов. Вдоль берегов озера в увлажненных местах произрастали заросли ив и березняки. В наиболее увлажненных местах Каркаралинского массива, в межгорных котловинах, росли небольшие лески из ели, кедра сибирского, сосны с шиповником и жимолостью в подлеске, с черной ольхой во влажных местообитаниях. На открытых незадернованных склонах росла облепиха. Сопоставление со спорово-пыльцевой диаграммой болота Озерки (рис. 3) позволяет определить время формирования палинозоны *5* — на рубеже позднеледниковья и голоцена (поздний дриас и пребореал).

Палинозона *4* соответствует бореальному периоду голоцена. В это время прекратилось накопление озерных суглинков и началось формирование толщи диатомового сапропеля. Общий состав спорово-пыльцевых спектров в палинозоне *4* особых изменений не претерпел (рис. 4). Еще спорадически встречается пыльца ели, кедра сибирского, жимолости и облепихи, но в спектре господствует пыльца березы с незначительным участием пыльцы сосны. В составе пыльцы травянистых растений возросла доля пыльцы полыни и сократилась доля пыльцы маревых. В верхней части палинозоны постоянно присутствует пыльца ежеголовника. Судя по составу спорово-пыльцевых спектров, в бореальном периоде голоцена в Каркаралинском массиве, как и ранее, были распространены злаково-полынные и полынные сухие степи. По берегам озер и ручьев росли небольшие лески из ивы и березы с подлеском из жимолости и шиповника.

Палинозона *3* соответствует атлантическому периоду голоцена. В общем составе пыльцы и спор отмечено постепенное увеличение доли пыльцы древесных пород, достигшее в верхней части палинозоны, соответствующей второй половине атлантического периода (6000—4500 л. н.), 20—23%. Параллельно произошло сокращение доли пыльцы травянистых растений в общем составе до 70—75%. По сравнению с предыдущей зоной в палинозоне *3* в спектре пыльцы деревьев и кустарников заметны увеличение доли пыльцы сосны и падение доли пыльцы березы, ивы. Спорадически встречается пыльца ели, дуба, вяза, ольхи. В одном из верхних образцов в палинозоне содержание пыльцы ольхи достигает 5%. В составе спектра пыльцы травянистых и водных растений, а также в составе спор никаких существенных изменений не произошло.

В первой половине атлантического периода лесная растительность в Каркаралинском массиве была представлена березовыми колками. Вскоре после появления сосны в Семипалатинском Прииртышье (очевидно, между 6000 и 5500 л. н.) она появляется и в Каркаралинском массиве, однако не образует

монодоминантных боров. Во второй половине атлантического периода (6000—4500 л. н.) в состав лесов Каркаралинского массива входил вяз. Тогда же отмечалось максимальное распространение черноольшаников. Изменения в составе растительного покрова свидетельствуют об уменьшении континентальности климата во второй половине атлантического периода голоцена. С благоприятными условиями этого времени можно связать и то обстоятельство, что сосна тогда достигла южной границы своего современного ареала в Казахстане.

Палинозона *2* (рис. 4) охватывает весь суббореальный период и начало субатлантического периода голоцена. Изменения в составе спорово-пыльцевых спектров в палинозоне *2* по сравнению с палинозоной *3* не очень значительны. Общий состав спорово-пыльцевых спектров остался тем же. В составе пыльцы древесных пород отмечены падение доли пыльцы сосны и увеличение доли пыльцы березы. В составе пыльцы трав произошло увеличение доли пыльцы злаков. В составе пыльцы водных растений отмечено уменьшение содержания пыльцы ежеголовника. Общее строение растительного покрова Каркаралинского массива в суббореальном периоде—начале субатлантического было таким же, как и в атлантическом периоде голоцена. Сосна играла в составе лесов массива небольшую роль. По присутствию пыльцы дуба и вяза выделяются эпизоды уменьшения континентальности климата — около 3500 и около 2000—1800 л. н.

Верхняя палинозона *1* соответствует последнему 1500-летию субатлантического периода. Изменения в составе спорово-пыльцевых спектров произошли лишь в группе пыльцы древесных пород, что и отразилось на общем составе спорово-пыльцевых спектров. В общем составе отмечаются подъем суммарного содержания пыльцы деревьев и кустарников (до 50%) и сокращение доли пыльцы травянистых растений. В составе пыльцы древесных пород фиксируются резкий подъем (до 82%) доли пыльцы сосны и значительное (до 18%) падение доли пыльцы березы. Причиной этих изменений в составе спорово-пыльцевых спектров было увеличение пыльцевого дождя сосны.

Изменения в составе спорово-пыльцевых спектров свидетельствуют о том, что около 1500 л. н. монодоминантные сосновые боры широко распространялись по Каркаралинскому массиву, в том числе и в межгорной котловине в окр. оз. Пашенное. Последний эпизод уменьшения континентальности климата имел место около 800 л. н., когда в составе лесов Каркаралинского массива еще сохранялись дуб и вяз, впоследствии исчезнувшие.

В северной части Казахского мелкосопочника, в Боровском гранитном массиве на юге Кокчетавской обл., были изучены разрезы оз. Карасье и болота Котырколь (Тарасов, 1991) (рис.1).

Сопоставление спорово-пыльцевых диаграмм разрезов Карасье и Котырколь (Тарасов, 1991) позволяет заключить, что начиная со второй половины атлантического периода голоцена широколиственные породы произрастали в лесах Боровского массива, причем в эпохи с неблагоприятными климатическими условиями вяз, липа, дуб сохранялись некоторое время на наиболее возвышенных и лучше увлажненных участках Боровского массива, они исчезли окончательно лишь во второй половине субатлантического периода голоцена.

Вопрос о времени распространения сосновых боров в Боровском гранитном массиве решается при сопоставлении с результатами, полученными другими исследователями этого района. На спорово-пыльцевой диаграмме донных отложений оз. Боровое, полученной Бердовской (1990), этапу распространения сосновых боров предшествовал этап господства березовых колков. Такая же схема развития лесов Боровского массива была выявлена Г. А. Благовещенским на спорово-пыльцевой диаграмме 5-метрового разреза торфяного болота, находящегося рядом с оз. Карасье, к северу от него (Анисимова, 1951). По-

видимому, сосна появилась в Боровском массиве между 6500 и 6000 л. н. Вплоть до 5300—5200 л. н. в окр. оз. Карасье преобладали березовые леса, затем на гранитных сопках береза была вытеснена сосной.

В замкнутой котловине на междуречье рек Тобол и Убаган в Боровском р-не Кустанайской обл. было изучено болото Моховое (рис. 1). Площадь болота 67 га. Оно овальной формы, вытянуто с запада на восток, сильно обводнено; в восточной его части имеются небольшие озерца.

Скважиной были вскрыты следующие слои:

0—2.10 м — торф тростниковый низинный (*Phragmites australis*), с примесью осок (*Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. diandra* Schrank, *C. cespitosa*, *C. appropinquata*, *C. vesicaria* L., *Scirpus lacustris*, *Menyanthes trifoliata*), вейника *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, зеленого мха *Drepanocladus aduncus* Warnst.; с глубины 1.70 м заметно присутствие сфагновых мхов (*Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr., *S. squarrosum* Pers., *S. warnstorfii* Russ.), хвоща *Equisetum palustre* L.;

2.10—2.60 м — торф тростниково-осоковый низинный (*Phragmites australis*, *Carex lasiocarpa*, *C. elata*, *C. cespitosa*, *C. vesicaria*), с примесью *Scirpus lacustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum palustre*, сабельника *Comarum palustre* L.;

2.60—3.25 м — суглинок серый, плотный, в нижней части опесчаненный;

видимая глубина 3.25—3.30 м — песок желтый, мелкий.

Судя по датировке озерных суглинков, начало осадконакопления в озерной котловине произошло во второй половине атлантического периода, очевидно, около 6000 л. н. Спорово-пыльцевые спектры из озерных суглинков объединены в палинозону *4* (рис. 5). Общий состав спорово-пыльцевых спектров в

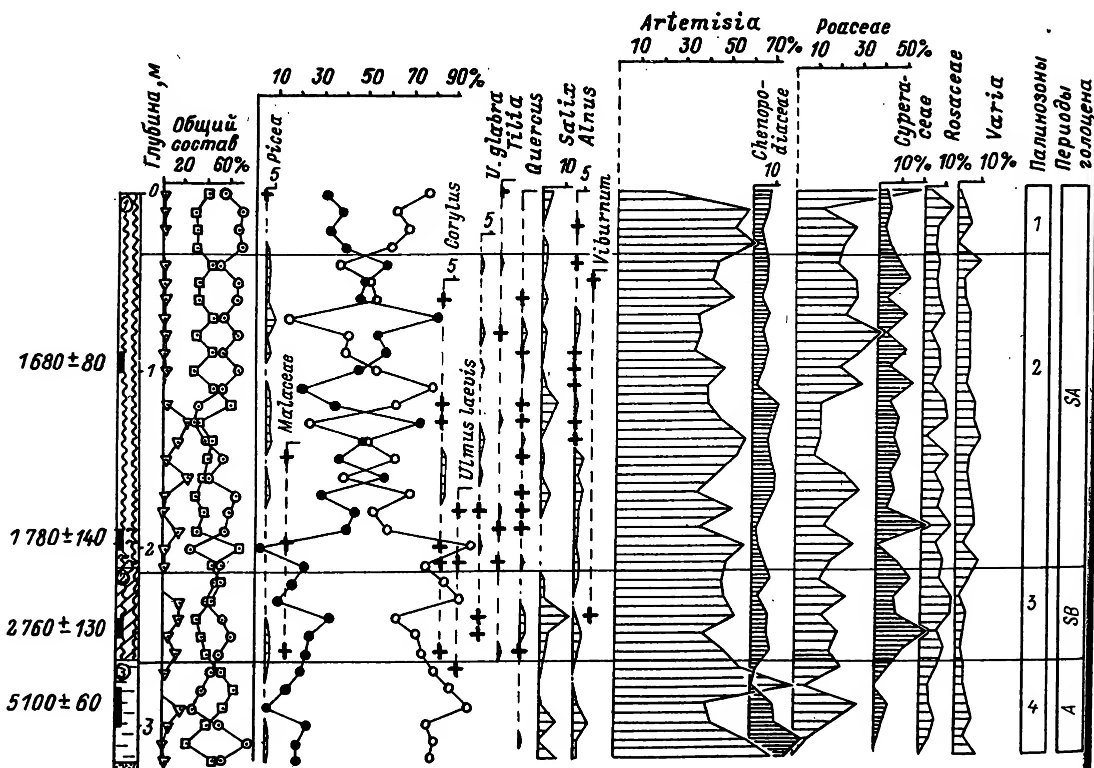


Рис. 5. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза болота Моховое (анализ выполнен К. В. Кременецким).

палинозоне *4*, как и на всей спорово-пыльцевой диаграмме, типичен для лесостепной зоны юга Западно-Сибирской низменности. В составе пыльцы древесных пород господствует пыльца березы, а процентное содержание пыльцы сосны сравнительно низкое (от 7 до 23%). В составе пыльцы трав господствует пыльца полыни, в заметном количестве присутствует пыльца злаков и маревых, розоцветных.

В целом палинологические данные (рис. 5) свидетельствуют о распространении здесь во второй половине атлантического периода лесостепи со злаковыми степями и березово-осиновыми колками. Рядом с озером росла черная ольха, что указывает на хорошие условия обводнения озерной котловины. Сосна росла на песчаных отложениях, слагающих с поверхности террасы р. Тобол, но не формировала сплошных монодоминантных боров, а росла вместе с березой. Причина этого заключалась в том, что сосна проникла в верховья р. Тобол с севера примерно тогда же, когда и на север Казахского мелкосопочника, по-видимому, между 6500 и 6000 л. н. В течение длительного времени, судя по спорово-пыльцевой диаграмме болота Моховое, вплоть до субатлантического периода голоцена сосна не могла вытеснить березу из лесов на песчаных террасах р. Тобол.

Имеющиеся радиоуглеродные датировки (рис. 5) указывают на очень медленную скорость осадконакопления в озере. Обращает на себя внимание отсутствие слоев большей части суббореального периода. Это может быть объяснено неблагоприятными климатическими условиями — увеличением сухости и континентальности климата в суббореале. Только в конце суббореального периода (около 2800—2900 л. н.) с улучшением общей увлажненности территории и уменьшением континентальности климата произошло заболачивание озерной котловины. Так как болото Моховое — самый мощный торфяник в пределах Ишим-Тобольского водораздела и всего северного Казахстана, можно с достаточной уверенностью полагать, что и другие, менее мощные торфяники в этом районе сравнительно молоды и что торфонакопление в северо-казахстанской лесостепи началось в конце суббореального периода. Сходные данные имеются и для более восточных районов южной окраины Западно-Сибирской низменности — Барабинской лесостепи (Климанов и др., 1987).

Изменения в составе спектров пыльцы травянистых растений и спор в той части спорово-пыльцевой диаграммы, которая соответствует слою тростниково-осокового торфа (п а л и н о з о н а *3*), соответствуют изменениям в локальной растительности в связи с заболачиванием водоема. Резко возросло количество пыльцы осок. Следует отметить два пика спор сфагнума — на глубинах 2.60 и 2.30 м, что указывает на активное площадное разрастание сфагновых мхов по болоту (Пьявченко, 1963).

Общая структура растительного покрова в конце суббореального периода в Тобол-Ишимском междуречье (палинозона *3*) была сходна с таковой во второй половине атлантического периода. Следует отметить присутствие в составе спорово-пыльцевых спектров пыльцы широколиственных пород — липы, дуба, ильмовых. Это позволяет заключить, что во влажную фазу конца суббореального периода широколиственные деревья в Притоболье не образовывали самостоятельных древостоев, но входили в состав первого и второго ярусов лесного покрова.

В начале субатлантического периода (около 2500—2000 л. н., верхняя часть палинозоны *3*) скорость торфонакопления в болоте Моховое резко замедлилась. В это время в составе спорово-пыльцевых спектров почти не встречается пыльца широколиственных пород. Изменения в составе палиноспектров позволяют предположить увеличение континентальности климата, сопровождавшееся исчезновением из состава лесов широколиственных деревьев, сокращением площади сосновых древостоев и распространением березово-осиновых колков.

Около 1900 л. н. произошло значительное увеличение скорости накопления торфа в болоте. Оно сопровождалось изменениями в ботаническом составе торфа и составе спорово-пыльцевых спектров (палинозона *2*). В составе пыльцы древесных пород отмечены общий подъем содержания пыльцы сосны и падение доли пыльцы березы. Значительные колебания содержания пыльцы сосны и березы в составе спектров пыльцы древесных пород в палинозоне *2*, происходившие, судя по радиоуглеродным датам, в течение очень короткого отрезка времени, объясняются изменениями пыльцевой продуктивности этих пород под влиянием локальных факторов и не связаны с какими-либо изменениями в общей структуре растительного покрова. Увеличивается доля пыльцы широколиственных пород. На глубине 1.90 м вновь отмечен пик содержания спор сфагнума, согласующийся с присутствием сфагновых мхов в составе торфа.

Таким образом, можно заключить, что около 1900—1600 л. н. имела место фаза увеличения увлажненности и уменьшения континентальности климата. В самом начале фазы вновь создались благоприятные условия для экспансии сфагновых мхов на болоте. В это же время началось распространение монодоминантных сосновых боров на песчаных террасах рек Тобол и Убаган, существующих и по настоящее время. В состав лесов в виде примеси входили широколиственные породы. На болоте и по его краям росли ивы и черная ольха.

Вскоре после окончания раннесубатлантической влажной фазы, очевидно, после 1500 л. н., широколиственные породы исчезли из Тобол-Ишимского междуречья в связи в усилением континентальности климата и растительный покров окончательно принял современный облик (палинозона *1*). Некоторые изменения в составе спорово-пыльцевых спектров связаны с развитием локальной растительности. Так, рост содержания пыльцы злаков в палинозоне *1* (рис. 5) отражает в первую очередь формирование на болоте покрова из тростника, а рост доли пыльцы березы объясняется расселением березы по поверхности болота.

Из приведенных данных следует, что монодоминантные сосновые боры на песчаных террасах рек Тобол и Убаган имеют сравнительно молодой, субатлантический возраст. Наши материалы позволяют заново оценить результаты палинологического изучения маломощного торфяника в Наурзумском бору, где в нижних слоях пыльца сосны встречается единично (Крупеников, 1941). При интерпретации спорово-пыльцевой диаграммы Наурзумского торфяника Нейштадт (1957) высказал мнение о сравнительно недавнем образовании Наурзумского бора. Теперь после появления данных по болоту Моховое можно полагать, что Наурзумский бор в современном виде, как и более северные боры в Кустанайской обл., имеет субатлантический возраст. Если принять во внимание результаты исследования разреза оз. Пашенное, то становится очевидным, что только в субатлантическом периоде сосна достигла наибольшего распространения на южной границе своего ареала в Казахстане.

Заключение

В результате проведенных исследований установлены хронология и история развития растительного покрова на южной окраине Западно-Сибирской низменности и в Казахском мелкосопочнике. На рубеже послеледниковья и голоцена в условиях значительно более холодного, чем современный, климата хвойные, преимущественно еловые, разреженные леса были распространены в долинах рек и в местах с повышенным увлажнением в Казахском мелкосопочнике. Это объясняется тем, что в гранитных массивах Казахского мелкосопочника и на юге Алтая сохранялись рефугиумы лесной растительности во время

сартанского оледенения. В пребореальном периоде ель широко произрастала и в долинах рек южной части Западно-Сибирской низменности (Волкова и др., 1989). На водоразделах господствовали злаково-полынные и полынные сухие степи.

В бореальном периоде и в первой половине атлантического (около 9500—6000 л. н.) в растительном покрове господствовали сухие злаково-полынные и полынные степи и полупустыни, а древесная растительность сохранялась в виде небольших березовых колков во влажных местообитаниях в поймах рек и в гранитных массивах Казахского мелкосопочника. Изменения в растительном покрове были связаны с потеплением и усилением континентальности климата. При этом в бореальном периоде зимние температуры были не выше современных. Эта эпоха была благоприятной для продвижения на север туранских элементов флоры. На возможную связь между появлением туранских видов в Казахском мелкосопочнике и усилением континентальности климата указывали ботаники (Баймухамбетова, 1989).

Между 6500 и 5500 л. н. в лесостепной и степной зонах Казахстана распространилась сосна, достигшая современной южной границы своего ареала, что было связано с благоприятными климатическими условиями второй половины атлантического периода. Начиная с 5500 л. н. сосна сформировала монодоминантные боры в Семипалатинском Прииртышье и в северной части Казахского мелкосопочника. В других районах южной окраины Западно-Сибирской низменности и Казахского мелкосопочника сосна не образовывала больших массивов, а чередовалась с березово-осиновыми насаждениями.

Во второй половине атлантического периода в связи со значительным ослаблением континентальности климата дуб, вяз шершавый и вяз гладкий появились в лесах Казахского мелкосопочника. Вяз гладкий продвинулся по долине р. Иртыш вплоть до района г. Семипалатинска. В конце атлантического периода (около 5000 л. н.) в лесах северной части Казахского мелкосопочника появилась липа. Широколиственные породы входили в виде примеси в первый и второй ярусы березовых колков и сосновых боров. В более влажных местообитаниях довольно широко распространялась черная ольха. Изменения климата способствовали мезофитизации травяного покрова степей, в котором возросла доля злаков и разнотравья.

Первая половина суббореального периода (4500—3600 л. н.) характеризовалась усилением континентальности климата, сокращением площади березовых колков и ареала широколиственных пород. В неблагоприятных лесорастительных условиях на окраине своего ареала липа в настоящее время может принимать вид низкорослого кустарника, что способствует ее выживанию (Роднянская, 1982). Очевидно, такие формы приспособления позволяли некоторым широколиственным породам пережить этап усиления континентальности климата в наиболее возвышенных участках Казахского мелкосопочника.

Фазы уменьшения континентальности и увеличения влажности климата, выражавшиеся в расширении ареалов дуба, липы, вяза и мезофитизации травяного покрова степей, имели место около 3300—2800 (2700), 2000—1800 и около 1100—800 л. н. В субатлантическом периоде окончательно приняла современные очертания южная граница распространения сосновых боров в Казахстане. Около 1900—1700 л. н. значительно увеличилась площадь сосновых боров в долине р. Тобол. Около 1500 л. н. произошло расширение площади сосновых боров в юго-восточной части Казахского мелкосопочника. В наиболее возвышенных местах гранитных массивов Казахского мелкосопочника дуб, липа и вяз сохранялись вплоть до 1100—800 л. н. Позднее, во время фазы усиления континентальности климата, они исчезли и растительный покров южной окраины Западно-Сибирской низменности и Казахского мелкосопочника принял современный облик.

Таким образом, выявляются достаточно сложная история островных сосновых боров Казахстана и большая мобильность южной границы ареала *Pinus sylvestris* на юге Западно-Сибирской низменности и в Казахском мелкосопочнике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Н. В. Диатомовые болотных и озерных отложений Кокчетавской области // Тр. Лабор. сапропелевых отложений. М., 1951. Вып. 5. С. 53—80.

Баймухамбетова Ж. У. Основные черты формирования флоры Казахского мелкосопочника // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН КазССР. 1989. № 16. Ч. 2. С. 3—45.

Бердовская Г. Н. Палеогеография озер Казахстана в голоцене (по палинологическим данным) // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по изучению четвертичного периода. Таллинн, 1990. Т. 1. С. 54—55.

Василюхина М. А. Южные пределы распространения элементов бореальной флоры на юге Западной Сибири и в Северном Казахстане // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969. Вып. 2. С. 195—228.

Волкова В. С., Бахарева В. А., Левина Т. П. Растительность и климат голоцена Западной Сибири // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. С. 90—95.

Воронов А. Г. О бореальных элементах во флоре средней части Кустанайской области // Уч. зап. МГУ. 1954. Вып. 170. С. 121—158.

Гордягин А. Я. К флоре Акмолинской области. Тобольск, 1916. 56 с.

Горчаковский П. Л. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. М., 1987. 159 с.

Грибанов Л. Н. К истории степных боров Западной Сибири и Северного Казахстана // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 4. С. 556—570.

Денисова Л. В. Сфагновое болото в Каркаралинских горах // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 9. С. 1354—1358.

Жаркова А. М. О возрасте торфяников Северного Казахстана // Уч. зап. Омского пед. ин-та. 1967. Вып. 24. С. 58—63.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 278 с.

Клапчук М. Н. К вопросу о палеоклиматических условиях в Центральном Казахстане в верхнем плейстоцене и голоцене // Центрально-Казахстанское геологическое управление. Науч.-тех. конф. Тез. докл. Караганда, 1968. С. 95—98.

Клапчук М. Н. К вопросу о палеоклиматических условиях аккумуляции покровных суглинков и отложений аллювиальных равнин в Центральном Казахстане // Центрально-Казахстанское геологическое управление. 3-я науч.-тех. конф. Тез. докл. Караганда, 1969. С. 64—69.

Климанов В. А., Левина Т. П., Орлова Л. А., Паньічев В. А. Изменение климата на территории Барабинской равнины в субатлантическом периоде голоцена по данным изучения торфяника Суминского займища // Региональная геохронология Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1987. С. 143—149. (Тр. ИГиГ. Вып. 690).

Крашенинников И. М. Основные черты развития растительности южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника. 1939. № 6-7. С. 67—99.

Крупеников И. А. К истории островных лесов Кустанайской области // ДАН СССР. 1941. Т. 30. Вып. 7. С. 664—665.

Кучеровская (Рожанец) С. Е. Очерк растительности района Баян-Аул—Каркаралы // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1914 г. Пгр., 1916. С. 187—204.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.

Лавров В. В. Четвертичная история и морфология Северо-Тургайской равнины. Алма-Ата, 1948. 126 с.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.

Пьявченко Н. И. К методике интерпретации спорово-пыльцевых спектров голоцена // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1963. № 8. Вып. 2. С. 25—33.

Роднянская Э. Е. К вопросу о зональности речных пойм // Динамика ландшафтов равнинных и горных стран. Л., 1982. С. 59—70.

Семенов В. Ф. О болотах и торфяниках озера Светлого // Изв. Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. о-ва. Омск, 1930. Т. 7. С. 113—119.

Смиренский А. А. К вопросу о влиянии зональных и локальных факторов на характер торфяных болот Казахстана // Проблемы физ. географии. 1946. Т. 12. С. 107—127.

Смиренский А. А. Болота Северного Казахстана // Вопр. географии. 1951. Сб. 26. С. 130—157.

Сукачев В. Н. Очерк лесной растительности заповедника «Боровое» // Тр. Гос. заповед. «Боровое». Алма-Ата, 1948. Вып. 1. С. 14—40.

Тарасов П. Е. Особенности позднего голоцена Кокчетавской возвышенности // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1991. № 6. С. 54—60.

Чупина Л. Н. К интерпретации палинологических данных из антропогеновых отложений Восточного Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1969. № 6. С. 82—86.

Чупина Л. Н. Пыльца древесных пород в современных спорово-пыльцевых спектрах Средней Азии и Казахстана // Палинология голоцена. М., 1971. С. 227—238.

Чупина Л. Н. Палинологическая характеристика четвертичных отложений Чу-Илийского региона // Палинологические исследования в Казахстане. Алма-Ата, 1981. С. 82—87.

Институт географии РАН
Москва
Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 28 IV 1993

SUMMARY

The study of five sections of lake-paludal deposits showed that grass-wormwood steppes were predominant in Kazakhstan in the Late Ice Age and Praeboreal times (12 000—9500 years BP). Spruce open woodlands grew in the river valleys. Dry climate prevailed 9500—6000 years BP. *Pinus sylvestris* extended up to its present south limit 6500—5500 years BP. *Quercus, Tilia, Ulmus* inhabited Kazakh low hills 6000—4500 years BP and remained there till 1100—800 years BP. Extention of monodominant pine forests began near 5500 years BP. The flexibility of the south limit of *Pinus sylvestris* in Kazakhstan in the Holocene was revealed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.582.262

С. Е. Завалко, Н. А. Ковальчук

ЯРУСНОСТЬ КАК СРЕДСТВО СТАБИЛИЗАЦИИ И ОПТИМИЗАЦИИ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ЧЕРНОМОРСКИХ МАКРОФИТОВ

S. E. ZAVALKO, N. A. KOVALCHUK. STRATIFICATION AS THE MEANS OF STABILIZATION AND OPTIMIZATION OF THE VERTICAL STRUCTURE OF THE BLACK SEA MACROPHYTE COMMUNITY

Проведены количественные исследования неоднородности вертикальной структуры сообщества, состоящего из популяций *Cystoseira crinita* и ее макроэпифитов. Показано, что ярусность способствует стабилизации вертикального распределения важных морфо-физиологических параметров в зарослях макрофитов и интенсификации метаболизма сообщества во всем занимаемом им пространстве. Количественно оценены величины стабилизации важнейших параметров вертикальной структуры сообщества — биомассы, удельной поверхности и «листового индекса».

В агрофитоценологии и экологии наземной растительности достаточно широко представлены количественные исследования пространственной (вертикальной) структуры растительного покрова (см., например: Тооминг, 1984; Карманова и др., 1987). Один из основных выводов этих работ: структурная неоднородность растительного покрова — важнейшее средство максимизации и стабилизации продукционных процессов в наземных фитоценозах.

В морской ботанике количественные исследования вертикальной структуры донных фитосообществ практически не проводились. Имеются лишь упоминания о приуроченности разных видов эпифитов к разным частям таллома базифита (Возжинская, 1957; Морозова-Водяницкая, 1959), а также единичные количественные оценки распределения эпифитов по вертикальному профилю базифита на разных глубинах (Whittick, 1983).

Степень освещенности неодинаково удаленных от земли «пластов» полога — один из основных факторов, определяющих выраженность ярусного строения наземных фитоценозов (Тооминг, 1984). Она же существенно влияет на распределение и функционирование подводной растительности. Можно предполагать, что ярусность, четко проявляющаяся во многих сообществах морских макрофитов, может способствовать стабилизации вертикальной структуры зарослей и оптимизировать продукционные процессы во всем объеме, занимаемом сообществом. Количественное исследование структуры сообщества морских макрофитов с этой точки зрения — основная задача настоящей работы.

Материал и методы

Объектом исследования послужили заросли бурой водоросли цистозиры *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory, базифита, вместе с обитающими на ее слоевищах макроэпифитами, среди которых преобладали *Ceramium* sp., *Polysiphonia subulifera*, *Laurencia coronopus*.

Работу проводили в Севастопольской бухте в мае—июне 1987 г. Пробы растений отбирали с глубин 0.5, 2.0 и 4.0 м. Уровень освещенности на выбранных глубинах (J_z) оценивали в % от освещенности на поверхности воды (J_0), используя известное соотношение (Раймонт, 1983):

$$\frac{J_z}{J_0} = e^{-kz} \cdot 100\%,$$

где z — глубина местообитания, м, k — коэффициент, связанный с прозрачностью воды:

$$k = \frac{1.7}{d},$$

где d — прозрачность воды, измеряемая по диску Секки.

Для изучения вертикальной структуры полога на выбранных глубинах срезали все растения цистозиры с эпифитами с площадки 0.25 м^2. Каждый таллом базифита вместе с эпифитами при вертикальном положении ветвей цистозиры разрезали на фрагменты с шагом 5 см. Определяли сырую массу (W_i, кг) каждого из выделяемых i видов макрофитов в расчете на единицу поверхности дна (S', м^2) в каждом из выделяемых 5-сантиметровых j слоев сообщества (W_{ij}/S', кг/м^2 (дна)). Суммируя величины (W_{ij}/S') по слоям, получали значения биомассы i-го вида в пологе ($W_{i.}/S'$, кг/м^2 (дна)). Суммируя величины W_{ij}/S' по видам, получали значения суммарной биомассы полога в 5-сантиметровом j слое ($W_{.j}/S'$, кг/м^2 (дна)). Суммируя величины $W_{.j}/S'$ по слоям, получали значения суммарной биомассы полога на единице поверхности дна ($W_{..}/S'$, кг/м^2 (дна)).

Используя полученные в лаборатории экологического метаболизма Института биологии южных морей (ИнБЮМ) АН Украины величины индивидуальной удельной поверхности выделяемых i видов эпифитов и базифита (отношение поверхности таллома i-го вида (s_i, мм^2) к его сырой массе (w_i, мг)) и соответствующие значения биомассы, вычисляли величины поверхности популяции i-го вида в 5-сантиметровом j слое зарослей (S_{ij}/S', м^2/м^2 (дна)), поверхности популяции i-го вида во всем жизненном объеме сообщества ($S_{i.}/S'$, м^2/м^2 (дна)), суммарной поверхности в 5-сантиметровом слое ($S_{.j}/S'$, м^2/м^2 (дна)), суммарной поверхности полога на единице поверхности дна ($S_{..}/S'$, м^2/м^2 (дна)). Таким образом, все получаемые величины поверхности выражены в виде «листового индекса» — обычного в наземной фитоценологии параметра.

Разделив S_{ij}/S' на W_{ij}/S', находили величину удельной поверхности базифита и эпифитов в 5-сантиметровом j слое (S_{ij}/W_{ij}, м^2/кг). Разделив $S_{.j}/S'$ на $W_{.j}/S'$, определяли удельную поверхность всего полога в j слое $S_{.j}/W_{.j}$.

Результаты и обсуждение

Прозрачность воды по диску Секки в месте проведения работ составила 8 м, что типично для этого района Черного моря (Маньковский, Земляная, 1990). В этих условиях освещенность на глубине 0.5 м составляет 90% от освещенности на поверхности воды, на глубине 2 м — 66%, на глубине 4 м — 43%, т. е. на выбранном полигоне существует явный градиент освещенности.

В наземном растительном покрове площадь ассимилирующей поверхности каждого вида наиболее велика в том слое полога, уровень освещенности которого соответствует максимальному значению коэффициента полезного

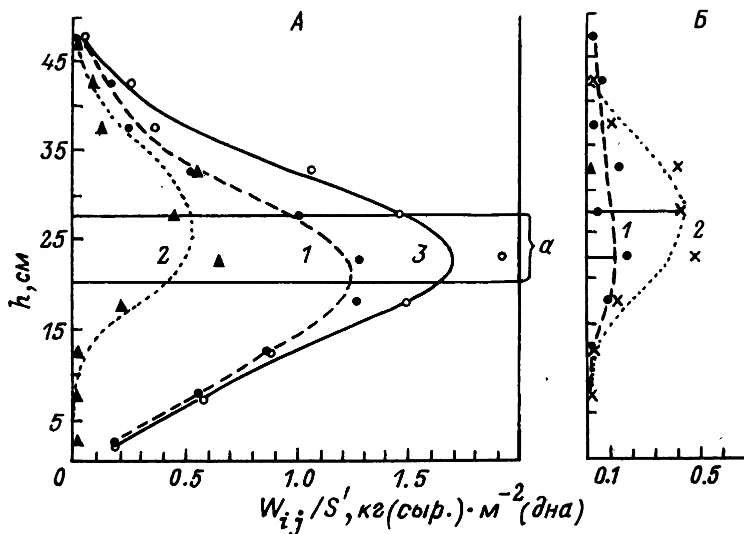


Рис. 1. Вертикальное распределение биомассы в пологе макрофитов на глубине 0.5 м.

А: *1* — базифит, *2* — комплекс эпифитов, *3* — полог в целом; *Б* — эпифиты: *1* — *Ceramium* sp., *2* — *Laurencia coronopus*; *а* — слой компенсаторной стабилизации. По вертикальной оси: *h* — высота полога, см; по горизонтальной оси — биомасса W_{ij}/S', кг/м^2 (дна).

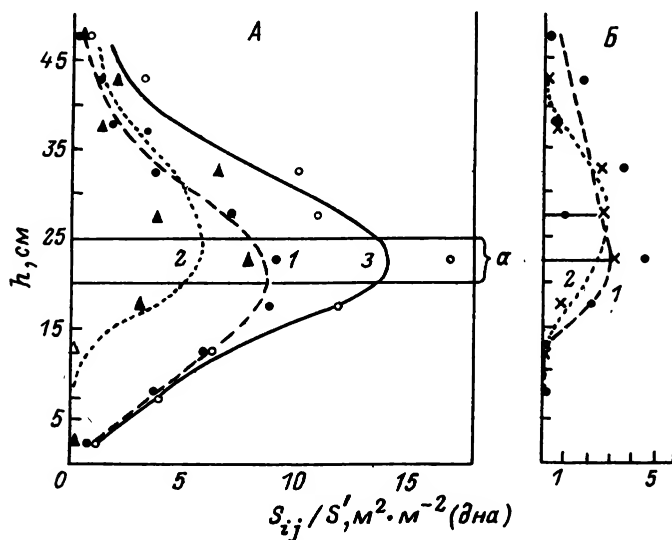


Рис. 2. Вертикальное распределение величин «листового индекса» в пологе макрофитов на глубине 0.5 м.

По горизонтальной оси — листовой индекс S_{ij}/S', м^2/м^2 (дна). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

действия газообмена данного вида. В связи с тем что требования к уровню освещенности у разных видов различны, градиент солнечной радиации и конкуренция за пространство и минеральные ресурсы приводят к возникновению ярусности наземного фитосообщества, благодаря которой наземный фитоценоз во всем занимаемом им объеме усваивает свет с максимальным КПД (Тооминг, 1984).

Оптимальна ли вертикальная структура сообщества макрофитов для поддержания наибольшей эффективности его функционирования во всем занимаемом объеме? Вертикальное распределение биомассы и листового индекса макрофитов в пологе на всех глубинах описывается одновершинными кривыми (рис. 1—6), что принципиально сходно с распределением биомассы по вертикальному профилю наземных растительных сообществ — сельхозпосевов (Тооминг, 1984) и лесных фитоценозов (Карманова и др., 1987). Если принять во внимание величины удельной поверхности, характерные для видов, составляющих исследуемое сообщество (табл. 1), то выявится зависимость: чем больше удельная поверхность макрофита, тем в более верхних слоях полога максимальны его биомасса и листовой индекс. Заметим, что это правило справедливо как для сообщества «базифит—комплекс эпифитов», так и для отдельных видов эпифитов. Исключение составляет только распределение эпифитов в пологе на глубине 0.5 м (рис. 1, *Б*), где максимумы биомассы и листового индекса *Laurencia coronopus* ($s_i/w_i = 6.68$ мм^2/мг) располагаются выше аналогичных максимумов *Ceramium* sp. ($s_i/w_i = 28$ мм^2/мг). Это связано, по-видимому, с довольно высоким уровнем освещения на этой глубине и соответственно с малой выраженностью вертикального градиента освещенности в пологе.

ТАБЛИЦА 1

Величины удельной поверхности s_i/w_i макрофитов, слагающих полог (данные лаборатории экологического метаболизма ИнБЮМ АН Украины)

Виды	s_i/w_i, мм^2/мг (сыр.)
Базифит:	
ветви	7.2
стволы	3.0
таллом в целом	5.6
Эпифиты:	
Laurencia coronopus	6.7
Polysiphonia subulifera	20.0
Ceramium sp.	28.0

Из исследований наземных растений (Карманова и др., 1987) и морских макрофитов (Хайлов, 1988) известно, что интенсивность фотосинтеза растений в расчете на единицу массы прямо пропорциональна их удельной поверхности. Эпифиты значительно превосходят базифит по удельной поверхности (табл. 1). Поэтому у эпифитирующих видов можно ожидать и более интенсивного внеш-

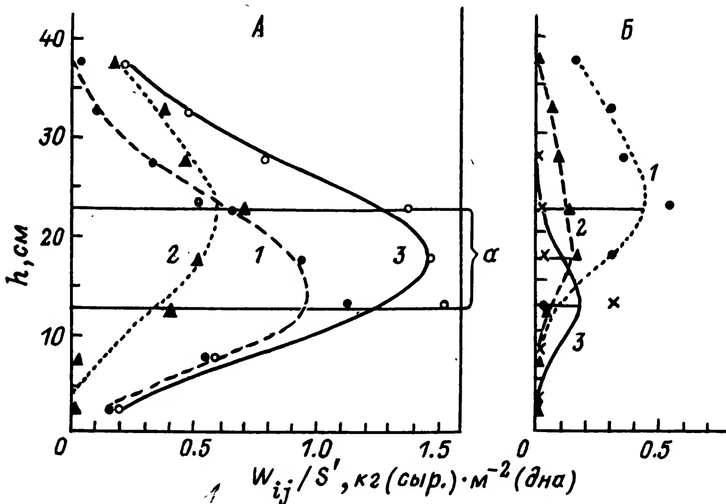


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы в пологе макрофитов на глубине 2 м.

А: *1* — базифит, *2* — комплекс эпифитов, *3* — полог в целом; *Б* — эпифиты: *1* — *Ceramium* sp., *2* — *Polysiphonia subulifera*, *3* — *Laurencia coronopus*. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Величины коэффициентов вариации (cV, %) вертикального распределения биомассы (W_{ij}/S', кг/м^2 (дна)), «листового индекса» (S_{ij}/S', м^2/м^2 (дна)) и удельной поверхности полога (S_{ij}/W_{ij}, м^2/кг)

Параметры	Глубина местообитания, м	cV, %		
		базифит	эпифиты	полог
W_{ij}/S'	0.5	77	118	78
	2.0	76	73	67
	4.0	115	134	111
S_{ij}/S'	0.5	80	111	81
	2.0	84	82	67
	4.0	114	136	126
S_{ij}/W_{ij}	0.5	13	44	44
	2.0	8	40	39
	4.0	18	8	38

него обмена веществ по сравнению с базифитом. Это и было непосредственно показано на балтийских (Colina, 1981) и черноморских (Завалко, 1985) видах.

Принимая во внимание связь между удельной поверхностью макрофитов и интенсивностью их внешнего обмена, вполне обоснованно можно предполагать, что наблюдаемое в пологе макрофитов соответствие уровня удельной поверхности определенного вида водорослей занимаемому ярусу в вертикальной структуре сообщества свидетельствует о принципиальной аналогии структурно-функциональной организации наземного растительного покрова и сообществ морских макрофитов. Каждый вид водорослей формирует максимальную ассимилирующую поверхность в том ярусе сообщества, комплекс условий которого (прежде всего освещенность) оптимален для данного вида, т. е. способствует максимальному КПД его внешнего массообмена. Максимальная же эффективность работы каждого из ярусов должна обеспечивать и эффективное функционирование зарослей во всем занимаемом ими пространстве.

В качестве одного из главных результатов саморегуляции полога наземной растительности исследователи считают стабилизацию морфологических и свя-

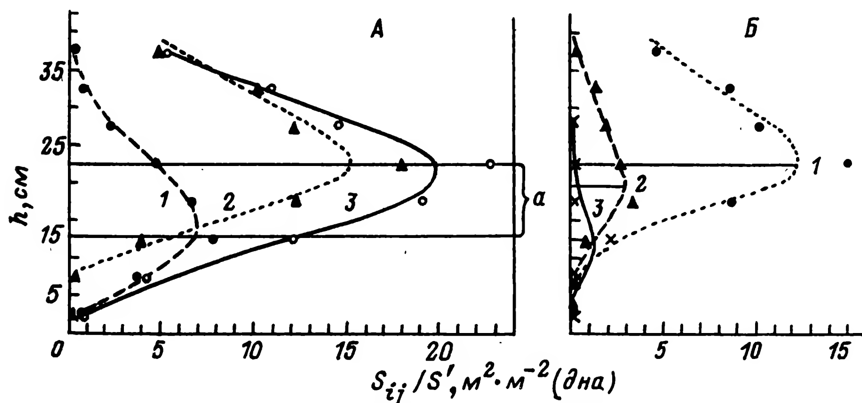


Рис. 4. Вертикальное распределение величин «листового индекса» в пологе макрофитов на глубине 2 м.

По горизонтальной оси — листовой индекс S_{ij}/S', м^2/м^2 (дна). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

ТАБЛИЦА 3

Величины компенсации уменьшения структурных параметров базифита увеличением этих параметров эпифитов в слое компенсаторной стабилизации *a*

Глубина местообитания, м	Интервал величин *h*, образующих слой *a*, см	Величина компенсации, %	
		$\left\|\frac{\Delta(W\text{эп.}\,a/S')}{\Delta(W\text{баз.}\,a/S')}\right\|$	$\left\|\frac{\Delta(S\text{эп.}\,a/S')}{\Delta(S\text{баз.}\,a/S')}\right\|$
0.5	20—28	50	113
2.0	20—25	87	454
4.0	20—30	61	227

Примечание. Величины W_{ij}/S' и S_{ij}/S' для вычисления размера компенсации взяты с кривых распределения этих параметров в пологе (рис. 1—6).

ТАБЛИЦА 4

Величины коэффициента вариации структурных параметров макрофитов в слое компенсаторной стабилизации *a* на разных глубинах

Глубина местообитания, м	Параметр	Интервал величин *h*, образующих слой *a*, см	*cV*, %		
			базифит	эпифиты	полог
0.5	W_{ij}/S'	20—28	12	15	6
	S_{ij}/S'	20—25	5	9	3
	S_{ij}/W_{ij}	20—28	1	4	1
2.0	W_{ij}/S'	12—22	19	28	9
	S_{ij}/S'	12—22	20	48	24
	S_{ij}/W_{ij}	12—22	1	25	25
4.0	W_{ij}/S'	20—30	19	22	5
	S_{ij}/S'	20—30	24	27	11
	S_{ij}/W_{ij}	20—30	0	2	15

занных с ними продукционных параметров (прежде всего листового индекса и удельной поверхности листвы) (Карманова и др., 1987). Свойственна ли подобная регуляция пологу морских макрофитов?

Сопоставление коэффициентов вариации вертикального распределения биомассы, листового индекса и удельной поверхности сообщества макрофитов показывает (табл. 2), что в наибольшей мере в пологе стабилизирована его удельная поверхность — параметр, прямо связанный с интенсивностью внешнего обмена веществ растения. Расчеты, сделанные нами по результатам исследования лесных сообществ (Карманова и др., 1987), показали, что в лесном фитоценозе среди параметров его вертикальной структуры — биомассы, листового индекса и удельной поверхности фитомассы — в наибольшей степени стабилизирован последний.

В исследованиях наземных фитоценозов отмечалось, что пространственная стабилизация удельной поверхности фитомассы и листового индекса, а также продукционных параметров есть следствие неоднородности вертикальной и горизонтальной структуры растительного покрова (Тооминг, 1984; Карманова и др., 1987). Однако при этом исследователи не проводили каких-либо количественных оценок этой стабилизации. Попытаемся это сделать.

Разобщенность максимумов вертикального распределения в пологе биомассы и листового индекса в популяции базифита и эпифитного комплекса, проявившаяся на всех глубинах (рис. 1—6), обусловливает существование в пологе слоя (на рисунках он обозначен *a*), ограниченного местоположениями максимумов W_i либо S_i базифита и эпифитов. В этом случае уменьшение биомассы или листового индекса базифита сопровождается увеличением этих параметров эпифитного комплекса. Благодаря такой разнонаправленности изменений структурных параметров базифита и эпифитов в результате их взаимной компенсации в слое *a* создается возможность стабилизации биомассы или листового индекса полога.

Меру этой компенсаторной стабилизации можно оценить как непосредственно — по величине коэффициента вариации стабилизируемого параметра, так и косвенно — по величине компенсации, которая определяется из соотношения

$$\left| \Delta \left(\frac{W_{эп.\,a}}{S'} \right) \Big/ \Delta \left(\frac{W_{баз.\,a}}{S'} \right) \right| \cdot 100\%, \tag{1}$$

где $\Delta \left(\frac{W_{эп.\,a}}{S'} \right)$ и $\Delta \left(\frac{W_{баз.\,a}}{S'} \right)$ — приращение биомассы эпифитов и базифита в слое *a*:

$$\Delta \left(\frac{W_{баз.\,a}}{S'} \right) = \frac{W_{баз.\,j}}{S'} - \frac{W_{баз.\,j-1}}{S'}, \tag{2}$$

$$\Delta \left(\frac{W_{эп.\,a}}{S'} \right) = \frac{W_{эп.\,j}}{S'} - \frac{W_{эп.\,j-1}}{S'}, \tag{3}$$

где $\frac{W_{эп.\,j,\,j-1}}{S'}$ и $\frac{W_{баз.\,j,\,j-1}}{S'}$ — биомассы эпифитов и базифита, соответствующие нижнему (j — 1) и верхнему (j) значениям высоты полога (h, см) в слое *a*. Так как величина $\Delta \left(\frac{W_{баз.\,a}}{S'} \right)$ в слое *a* отрицательна, очевидно, удобнее будет оперировать модульным значением соотношения (1).

Аналогично в слое *a* вычисляли величину компенсации уменьшения листового индекса базифита, увеличивая этот параметр эпифитного комплекса:

$$\left| \Delta \left(\frac{S_{эп.\,a}}{S'} \right) \Big/ \Delta \left(\frac{S_{баз.\,a}}{S'} \right) \right| \cdot 100\%. \tag{4}$$

Полученные значения компенсации и коэффициентов вариации структурных параметров в слое *a* представлены в табл. 3, 4. На глубине 0.5 м масса эпифитов относительно невелика (рис. 1), поэтому компенсация в слое *a* уменьшения биомассы базифита увеличением этого параметра эпифитов составляет только 50% (табл. 3). Однако значительное превосходство эпифитов над базифитом по удельной поверхности (табл. 1) обусловливает гиперкомпенсацию по листовому индексу (113%). Столь разная величина компенсации базифита эпифитами по биомассе и листовому индексу приводит и к разным значениям стабилизации этих параметров: коэффициент вариации вертикального распределения биомассы полога в слое *a* составил 6%, а cV вертикального распределения листового индекса — 3%. Это свидетельствует о более совершенной стабилизации поглощающей поверхности полога по сравнению с его

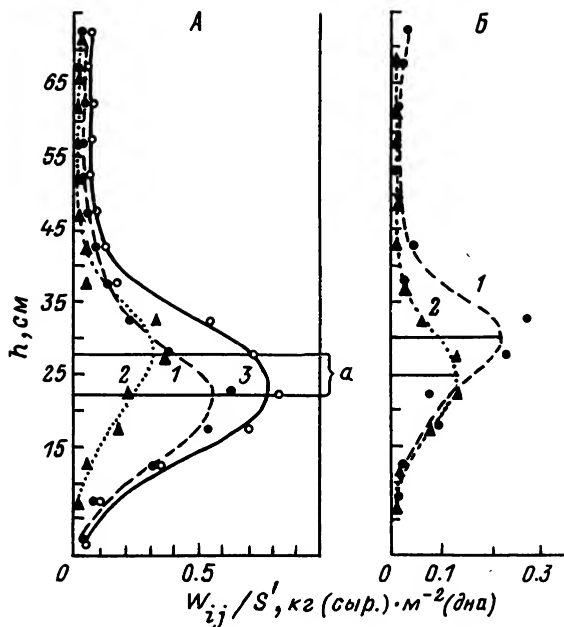


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы в пологе макрофитов на глубине 4 м.

А: *1* — базифит, *2* — эпифиты, *3* — полог в целом; *Б* — эпифиты: *1* — *Ceramium* sp., *2* — *Polysiphonia subulifera*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

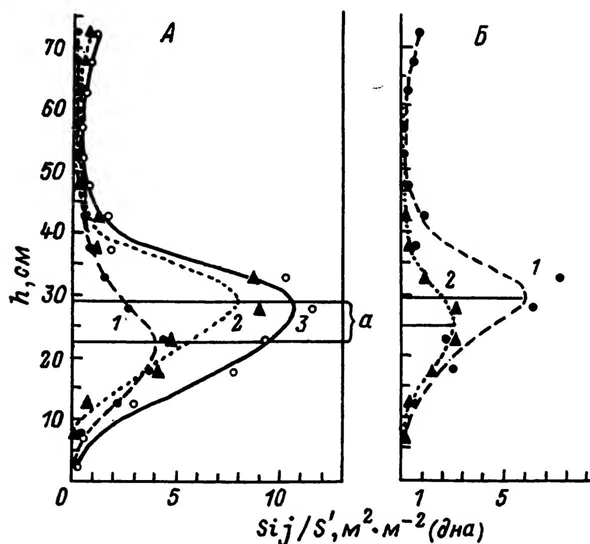


Рис. 6. Вертикальное распределение величин «листового индекса» в пологе макрофитов на глубине 2 м.

По горизонтальной оси — листовой индекс S_{ij}/S', м^2/м^2 (дна). Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

биомассой (табл. 4). Отметим также более низкие значения cV биомассы и листового индекса сообщества в целом (на глубине 0.5 м) по сравнению с аналогичными коэффициентами вариации собственно базифита и эпифитного комплекса (табл. 4). Этим наглядно иллюстрируется стабилизация биомассы и листового индекса полога в слое *а* за счет взаимной компенсации противоположных изменений этих параметров базифита и эпифитов.

На глубинах 2 и 4 м биомасса эпифитов значительно возрастает (рис. 1, 3, 5). Поэтому компенсация эпифитами базифита по биомассе в слое *а* на этих глубинах происходит достаточно полно (табл. 3). Это приводит к довольно совершенной стабилизации биомассы полога в слое *а*, что видно из снижения коэффициента вариации биомассы полога на глубинах 2 и 4 м по сравнению с cV эпифитов и базифита (табл. 4).

Компенсаторная стабилизация листового индекса полога в слое *а* проявилась на глубине 4 м: коэффициент вариации полога меньше аналогичных характеристик базифита и эпифитов (табл. 4). В целом же на глубинах 2 и 4 м листовой индекс полога в слое *а* более вариабелен, чем его биомасса. В наименьшей степени на глубинах 2 и 4 м в слое *а* стабилизирована удельная поверхность полога (табл. 4).

В чем причина подобного распределения структурных параметров полога на глубинах 2 и 4 м? Значительные величины биомассы эпифитов на глубинах 2 и 4 м, сопоставимые с биомассой базифита, и превосходство эпифитов над базифитом по удельной поверхности создают избыточную компенсацию базифита эпифитами по листовому индексу в слое *а* (табл. 3). В результате этой гиперкомпенсации листовой индекс полога в слое *а* не стабилизируется подобно биомассе, а увеличивается снизу вверх в пологе (рис. 4, 6). Таким образом, максимум листового индекса полога на глубинах 2 и 4 м располагается выше максимума его биомассы, что, очевидно, можно рассматривать как адаптацию полога к начинающемуся на этих глубинах дефициту освещенности. Адаптация полога к уменьшению света с увеличением глубины проявляется также в росте интегральной удельной поверхности полога на глубинах 2 и 4 м, обусловленном обильным эпифитированием. Если на глубине 0.5 м удельная поверхность полога составляла 6.9 $м^2/кг$ (сыр.), то на глубинах 2 и 4 м начинающийся дефицит освещенности в определенной мере компенсируется увеличением $S_{..}/W_{..}$ до 13.0 и 13.5 $м^2/кг$ соответственно.

Все рассмотренные выше случаи компенсаторной стабилизации касались вертикальной структуры полога. Однако наблюдаемая в пологе стратификация популяций отдельных видов эпифитов (рис. 1, *Б*—6, *Б*) делает возможной компенсаторную стабилизацию и вертикальные структуры самого эпифитного сообщества. Противоположное изменение биомассы или листового индекса отдельных видов эпифитов в слое, ограниченном местоположениями максимумов структурных параметров данных видов, за счет их взаимной компенсации способствует стабилизации вертикальной структуры эпифитного сообщества. Сопоставление кривых вертикального распределения биомассы и листового индекса отдельных видов эпифитов с кривыми распределения аналогичных параметров эпифитного сообщества (рис. 1, 2, 5, 6) показывает, что часто эта компенсаторная стабилизация бывает довольно полной.

Выводы

1. Сообщество морских макрофитов подобно наземным растительным сообществам представляет собой сложную гетерогенную саморегулирующуюся систему, вертикальная структура которой оптимизирована для наиболее эффективного функционирования макрофитов во всем объеме полога.

2. В пологе каждый вид занимает ярус, уровень освещенности которого, по-видимому, наиболее благоприятен для внешнего обмена веществ данного вида. Чем больше удельная поверхность макрофита (и соответственно его продукционный потенциал), тем более высокий (и более освещенный) ярус в пологе занимает его популяция. Таким образом, весь полог получает возможность функционировать с высокой эффективностью.

3. Ярусность сообщества макрофитов — источник вертикальной стабилизации его важных структурных параметров. Стабилизация удельной поверхности полога, его листового индекса и биомассы обусловлена взаимной компенсацией противоположно направленных изменений этих параметров основных компонентов полога — популяций базифита и эпифитного комплекса. Размеры компенсации составляют от 50 до 454%: наблюдается как недостаточная, так и избыточная компенсация. В наибольшей степени по вертикальному профилю полога стабилизирована его удельная поверхность — параметр, непосредственно связанный с внешним обменом веществ макрофитов. Величины коэффициентов вариации этого параметра составляют от 8 до 44%. В меньшей мере стабилизированы листовой индекс и биомасса полога ($cV = 67—136\%$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возжинская В. Б. Макроэпифиты черноморской цистозиры // Тр. Ин-та океанологии. 1957. Т. 23. С. 168—184.

Завалко С. Е. Множественная стабилизация параметров синузии «базифит—эпифит» в морской эвтрофируемой экосистеме с антропогенным эвтрофированием (экология и прикладные аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1985. 24 с.

Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. М., 1987. 201 с.

Маньковский В. И., Земляная Л. А. Сезонная изменчивость индекса цвета и относительной прозрачности воды в Черном море // Оптика моря и атмосферы. Красноярск, 1990. С. 133—134.

Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Черном море // Тр. Севаст. биол. станции. 1959. Т. 11. С. 3—28.

Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 1. Фитопланктон. М., 1983. 568 с.

Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л., 1984. 264 с.

Хайлов К. М. Физико-химическое моделирование связи внешнего строения слоевищ морских макрофитов с их внешним обменом // Физиол. раст. 1988. Т. 35. Вып. 6. С. 1085—1091.

Colina A. Investigations on the structure, composition and productivity of the epiphyte communities on *Fucus vesiculosus* L. in the Western Baltic: Dis. Kiel, 1981. 119 p.

Whittick A. Spatial and temporal distrion of dominant epiphytes on the stipes of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. (*Phaeophyta*: *Laminariales*) in S. E. Scotland // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 73. P. 1—10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 V 1992

SUMMARY

The quantitative studies of the vertical structure heterogeneity in community consisting of *Cystoseira crinita* populations and its macroepiphytes were conducted. Stratification promotes the stabilization of vertical distribution of significant morphophysiological parameters in macrophyte's formations. It also favours the intensification of community's metabolism in space it occupies. The stabilization of the main parameters of vertical structure (biomass, specific surface, «leaf index») are valued quantitatively.

УДК 582.232.7 : 537.533.35 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

Т. В. Седова, И. А. Константинова

УЛЬТРАСТРУКТУРА ВИДОВ РОДА *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*)

T. V. SEDOVA, I. A. KONSTANTINOVA. FINE STRUCTURE OF SOME SPECIES OF *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*)

Изучена ультраструктура 21 вида *Chlorococcum*. Показано, что виды различаются по ультраструктуре, в первую очередь по особенностям строения клеточной оболочки, пиреноида и ядра. Между этими признаками не всегда выявляется прямая корреляция, поэтому возможны различные их сочетания. По сочетанию этих признаков 15 видов *Chlorococcum* разделяются на 3 группы, 6 видов характеризуются только им присущим сочетанием признаков ультраструктуры.

Род *Chlorococcum* Menegh. (пор. *Chlorococcales*) объединяет одиночные свободноживущие организмы, размножающиеся как апланоспорами, так и зооспорами. Виды этого рода — широко распространенные организмы, обитающие преимущественно в почве. В настоящее время в роде *Chlorococcum* насчитывается около 80 видов.

При разработке систематики данного рода наряду с морфологическими критериями, такими как размеры вегетативных клеток и зооспор, толщина клеточной оболочки, положение ядра в зооспоре, характер крахмальной обкладки пиреноида, учитываются также культуральные, физиологические и биохимические особенности видов, однако ключевыми до сих пор остаются морфологические признаки (Starr, 1955; Archibald, Bold, 1970).

В настоящее время намечается тенденция к объединению видов хлорококка и уменьшению их числа (Gärtner, Ettl, 1988).

В современной альгологии особенности ультраструктурной организации все больше и больше привлекаются для уточнения родовых и видовых характеристик (Melkonian, 1982; Mattox, Stewart, 1984; Lokhorst, Star, 1985; Floyd, Watanabe, 1989; Friedl, 1989). Однако, несмотря на большой интерес, который альгологи проявляют к роду *Chlorococcum*, под электронным микроскопом исследовано (и то отрывочно) всего лишь несколько видов этого рода (Brown, Bold, 1964; Miller, 1978).

В данной работе сделана попытка выявить особенности ультраструктуры 21 вида *Chlorococcum* и возможность использования их в качестве новых (дополнительных) критериев для разработки систематики этой группы водорослей.

Материал и методика

Объектами исследования были типовые образцы следующих видов *Chlorococcum*, полученные из коллекции Техасского университета (США): *Ch. macrostigmatum* Starr (N 109), *Ch. minutum* Starr (N 117), *Ch. oleofaciens* Train. et Bold (N 105), *Ch. hypnosporum* Starr (N 119), *Ch. ellipsoideum* Deas. et Bold (N 972), *Ch. pinguideum* Arce et Bold (N 477), *Ch. perforatum* Arce et Bold (N 775), *Ch. acidum* Arch. et Bold (N 1766), *Ch. aureum* Arch. et Bold (N 1768), *Ch. echinozygotum* Starr (N 118), *Ch. elkhartiense* Arch. et Bold (N 1772), *Ch. isabeliense* Arch. et Bold (N 1774), *Ch. lacustre* Arch. et Bold (N 1775), *Ch. novae angliae* Arch. et Bold (N 1778), *Ch. pulchrum* Arch. et Bold (N 1781), *Ch. rugosum (*N 1785), *Ch. texanum* Arch. et Bold (N 1788), *Ch. vacuolatum* Starr (N 116), *Ch. citriforme* Arch. et Bold (N 1769), *Ch. sphacosum* Arch. et Bold (N 1787), *Ch. gelatinosum* Arch et Bold (N 1773) (в скобках указан коллекционный номер штамма).

Водоросли выращивали на агаризованной среде Болда (3N BBM) (Archibald, Bold, 1970) в течение 10 сут при освещенности 25 000—30 000 лк, продолжительности освещения 8 ч в 1 сут и температуре в световой период + (23—26) °С. Для исследования апланоспор использовали культуры 4-недельного возраста. Перед фиксацией штрихи заливали теплым агаром и нарезали мелкими кубиками. Образцы фиксировали 4%-м раствором глутарового альдегида в жидкой среде Болда (pH 6.6) при температуре +4 °С, промывали в течение 2 ч в той же среде, постфиксировали 2%-м раствором осмиевой кислоты, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы получали на ультратоме LKB-111. Материал контрастировали цитратом свинца по Reynolds. Изучение образцов проводили на электронных микроскопах Tesla-BS-500 и Jem-7a при ускоряющем напряжении 60 кВ.

Результаты и обсуждение

Из сравнительного анализа результатов следует, что виды заметно различаются по ультраструктуре, в первую очередь по строению клеточной оболочки, пиреноида и ядра.

На протяжении цикла развития организма происходят преобразования строения клеточной оболочки, в частности строения оболочек зооспор, вегетативных клеток, гамет и зигот. Эти преобразования у разных видов выражаются по-разному.

В пределах рода *Chlorococcum* предлагается выделить (Константинова, 1991) 4 типа клеточных оболочек (рис. 1).

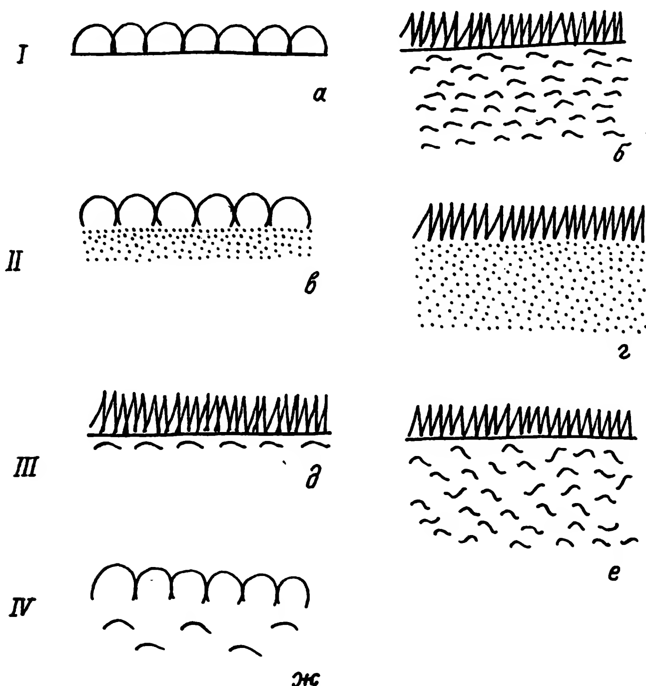


Рис. 1. Типы строения оболочек *Chlorococcum* (*I—IV*).

а, д — оболочка зооспоры; *б, е* — оболочка зрелой вегетативной клетки; *в, г* — оболочка зооспоры и молодой вегетативной клетки; *ж* — оболочка зооспоры и зрелой вегетативной клетки.

I т и п (рис. 1, *а, б*). Оболочка зооспор 2-слойная: наружный слой состоит из периодически чередующихся субъединиц, под ним расположен электронно-плотный слой. Оболочка вегетативных клеток 3-слойная: наружный слой теряет периодически чередующиеся субъединицы и принимает вид нежной бахромы, за ним следует не претерпевающий изменений электронно-плотный слой и появляется 3-й слой — фибриллярный. Такого типа оболочки обнаружены у *Ch. macrostigmatum, Ch. minutum, Ch. ellipsoideum, Ch. lacustre, Ch. oleofaciens, Ch. perforatum, Ch. acidum, Ch. elkhartiense, Ch. isabeliense, Ch. rugosum, Ch. vacuolatum, Ch. citriforme, Ch. gelatinosum, Ch. aureum, Ch. sphacosum*.

II т и п (рис. 1, *в, г*). Оболочка зооспор и вегетативных клеток 2-слойная. У зооспор и молодых вегетативных клеток наружный слой представлен периодически чередующимися субъединицами. У зрелых вегетативных клеток он приобретает вид бахромы. Электронно-плотный слой у обоих типов клеток отсутствует. Внутренний слой — фибриллярный, но отличается от аналогичного слоя уже описанных видов тем, что выглядит более гомогенным. Это обусловлено либо толщиной самих фибрилл, либо способом их упаковки, либо тем и другим вместе. Такой тип оболочки выявлен у *Ch. pulchrum, Ch. hypnosporum, Ch. echinozygotum*.

III т и п (рис. 1, *д, е*). Оболочка зооспор и вегетативных клеток 3-слойная: наружный слой имеет вид бахромы, под ним лежит электронно-плотный, 3-й слой — фибриллярный. Этот тип оболочки выявлен у *Ch. pinguideum*.

IV т и п (рис. 1, *ж*). Оболочка зооспор и вегетативных клеток 2-слойная: наружный слой образован периодически чередующимися субъединицами, электронно-плотный слой отсутствует, внутренний — фибриллярный, с рыхло расположенными фибриллами. Оболочка такого типа выявлена у *Ch. novae angliae*.

Таким образом, по строению клеточных оболочек виды *Chlorococcum* распадаются на 4 группы.

При разработке классификации хлорококка (Archibald, Bold, 1970) существенное значение придается крахмальной обкладке пиреноида. В зависимости от того, сплошная она или фрагментированная, все виды делятся на 2 группы. Фрагментированная обкладка выявлена у 3 видов (*Ch. hypnosporum, Ch. novae angliae, Ch. pinguideum*), сплошная — у остальных.

Проведенные нами ультраструктурные исследования позволили расширить группу видов с фрагментированной обкладкой и включить в нее *Ch. echinozygotum*. Далее оказалось, что фрагментированные обкладки в свою очередь имеют различия. Так, у *Ch. hypnosporum, Ch. echinozygotum, Ch. novae angliae* она состоит из 3—5 крупных крахмальных зерен, а у *Ch. pinguideum* — из 7—12 мелких. Сплошная обкладка, по всей видимости, имеет перфорации для входа тилакоидов.

Строма пиреноида, как правило, значительно плотнее стромы хлоропласта, и хлорококк в этом отношении не составляет исключения. Есть все основания говорить об единой тилакоидной системе хлоропласта и пиреноида. Тилакоидная система пиреноида хлорококков представлена либо одиночными тилакоидами, либо пачками из 2 плотно прилегающих друг к другу тилакоидов (парные тилакоиды), которые в обоих случаях значительно шире, чем в хлоропласте. Количество тилакоидов в строме пиреноида может быть различным; больше всего тилакоидов в пиреноидах, имеющих фрагментированную крахмальную обкладку. В строме пиреноида тилакоиды могут приобретать довольно сложные очертания, изгибаться, образовывать петли, что характерно в основном для пиреноидов с фрагментированной крахмальной обкладкой, а также расширяться и сужаться.

В строении крахмальной обкладки и характере тилакоидной системы пиреноида у зооспор и вегетативных клеток различий не существует.

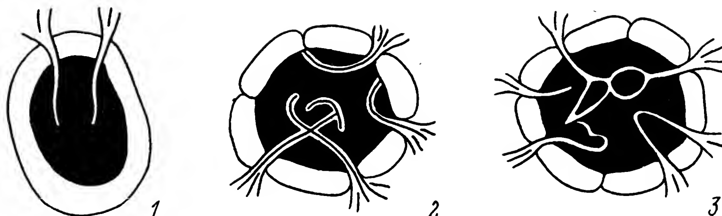


Рис. 2. Типы строения пиреноидов у видов рода *Chlorococcum*.

Объяснения в тексте.

Пиреноиды *Chlorococcum* в зависимости от строения крахмальной обкладки и характера тилакоидной системы разделяются нами на 3 типа (рис. 2).

I тип (рис. 2, *1*) характеризуется сплошной крахмальной обкладкой и одиночными тилакоидами (*Ch. macrostigmatum, Ch. minutum, Ch. oleofaciens, Ch. ellipsoideum, Ch. lacustre, Ch. perforatum, Ch. acidum, Ch. elkhartiense, Ch. isabeliense, Ch. pulchrum, Ch. rugosum, Ch. texanum, Ch. vacuolatum, Ch. citriforme, Ch. gelatinosum, Ch. aureum, Ch. sphacosum*).

II тип (рис. 2, *2*) характеризуется фрагментированной крахмальной обкладкой и парными тилакоидами (*Ch. hypnosporum, Ch. echinozygotum*).

III тип (рис. 2, *3*) характеризуется фрагментированной крахмальной обкладкой и одиночными тилакоидами (*Ch. pinguideum, Ch. novae angliae*).

По строению пиреноида исследованные виды *Chlorococcum* разделяются на 3 группы, причем для большинства видов хлорококка характерен *I* тип строения пиреноида.

В ядрах всех видов хлорококка прослеживается общая тенденция к преобразованию хроматина на протяжении жизненного цикла. Ядра зооспор и апланоспор, не вышедших за пределы материнской оболочки, содержат крупные, но сравнительно рыхлые скопления конденсированного хроматина. Такие ядра можно классифицировать как близкие к плотным хроматиновым (Седова, 1989). С возрастом количество хроматиновых скоплений постепенно уменьшается и в конце концов они совсем исчезают, ядра становятся ахромоцентрическими с мелко диспергированным, равномерно рассеянным хроматином.

Ядра молодых вегетативных клеток хлорококка хромоцентрического типа, характеризуются частичной деспирализацией хромосом, причем состояние хроматина в ядрах этих клеток является наиболее видоспецифичным, и для описания типичной картины следует выбирать именно такие ядра.

В пределах рода *Chlorococcum* можно выделить 3 типа хромоцентрических ядер (рис. 3).

I (рис. 3, *1*) — со сравнительно широким, иногда сплошным ободком конденсированного хроматина вдоль ядерной оболочки и многочисленными (10—14

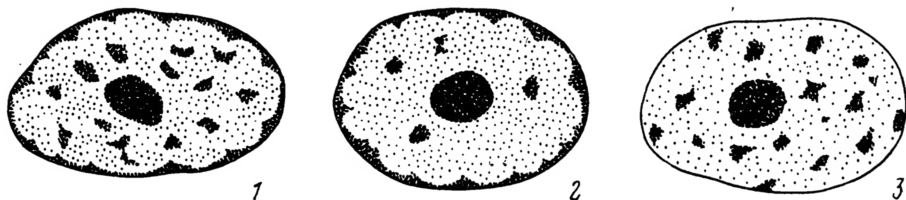


Рис. 3. Типы организации ядер у видов рода *Chlorococcum*.

Объяснения в тексте.

на срез) глыбками, рассеянными по всему ядру (*Ch. macrostigmatum, Ch. novae angliae, Ch. aureum, Ch. perforatum, Ch. vacuolatum*).

II (рис. 3, *2*) — с ободком и единичными глыбками хроматина (*Ch. lacustre, Ch. oleofaciens, Ch. minutum, Ch. ellipsoideum, Ch. citriforme, Ch. sphacosum, Ch. acidum, Ch. isabeliense, Ch. texanum*, причем у *Ch. pulchrum, Ch. pinguideum, Ch. rugosum, Ch. elkhartiense, Ch. gelatinosum* ободок сравнительно узкий).

III (рис. 3, *3*) — без ободка, но с большим количеством хроматиновых глыбок (*Ch. echinozygotum, Ch. hypnosporum*).

Положение ядра в зооспорах строго не фиксировано: оно может лежать как в заднем, так и в переднем конце клетки либо занимать центральное положение. Таким образом, положение ядра в зооспоре нельзя использовать в качестве диагностического признака, как это предлагают P. Archibald и H. Bold (1970).

В строении хлоропластов у исследованных видов не обнаружено различий. У всех видов хлорококка тилакоиды хлоропласта длинные, собранные в пачки по 2—3—4, в среднем на срез хлоропласта приходится по 8—12 пачек.

Стигма у всех видов *Chlorococcum* расположена на переднем конце зооспоры, в периферической части хлоропласта, около самой его оболочки. Она состоит из электронно-плотных глобул, причем у 20 видов глобулы расположены в 1 ряд и лишь у *Ch. macrostigmatum* — в 2. Стигма подобного типа, состоящая из 1 ряда или нескольких рядов электронно-плотных глобул, присуща, как правило, представителям всего отдела *Chlorophyta* (Dodge, 1973; Седова, 1977).

Митохондрии у *Chlorococcum* однотипны по ультраструктуре (имеют довольно плотный матрикс и беспорядочно расположенные пластинчатые кристы). Они расположены по всей цитоплазме, в том числе вблизи ядра и между плазмалеммой и хлоропластом. У *Ch. pinguideum* по сравнению с остальными видами они отличаются очень крупными размерами.

У 4 видов (*Ch. ellipsoideum, Ch. pulchrum, Ch. minutum, Ch. pinguideum*) под оболочкой преимущественно зооспор впервые обнаружена электронно-плотная структура (в литературе называемая псевдопиреноидом, или поверхностным пиреноидом), имеющая форму полумесяца, иногда со своеобразными утолщениями, обращенными внутрь клетки, в поперечном сечении более или менее круглая. Гистохимические исследования показали, что это образование имеет белковую природу, как и строма пиреноида (Константинова, 1988). Пока трудно делать какие-либо предположения относительно функции данной структуры. В литературе этот вопрос не обсуждался.

Наиболее крупной эта структура оказалась в зооспорах *Ch. ellipsoideum* и сравнительно мелкой — в зооспорах *Ch. pulchrum, Ch. minutum, Ch. pinguideum*. В вегетативных клетках она встречается очень редко и, по-видимому, в значительно уменьшенных размерах. При переносе материала на другие питательные среды, менее богатые минеральными веществами, эта структура сохраняется в неизменном виде. При исследовании живого материала в световом микроскопе ее обнаружить не удалось.

При сопоставлении ультраструктурных характеристик различных видов хлорококка следует признать, что особенности строения клеточной оболочки, особенности организации пиреноида и ядра наиболее полно отражают специфику вида, причем между типами клеточной оболочки, пиреноида и ядра не всегда выявляется прямая корреляция. Однако различным сочетанием этих признаков часто определяется своеобразие ультраструктуры того или иного вида, хотя особенности организации стигмы, присутствие электронно-плотной структуры (псевдопиреноида) и т. д. иногда могут оказаться решающими.

Самую многочисленную 1-ю группу составляют виды, имеющие *I* тип строения оболочки и пиреноида, *II* тип организации ядра (*Ch. elkhartiense,*

Ch. isabeliense, Ch. rugosum, Ch. oleofaciens, Ch. acidum, Ch. lacustre, Ch. citriforme, Ch. sphacosum, Ch. gelatinosum, Ch. texanum). При этом *Ch. elkhartiense, Ch. isabeliense, Ch. rugosum, Ch. oleofaciens, Ch. acidum*, идентичные по ультраструктуре, незначительно различаются и по другим морфологическим признакам (размерам вегетативных клеток и зооспор, толщине клеточной оболочки, положению ядра в зооспоре, форме хлоропласта), на основании которых строится систематика этого рода (Archibald, Bold, 1970; Gärtner, Ettl, 1988).

Во 2-ю группу входят виды, имеющие *I* тип строения оболочки и пиреноида, *I* тип организации ядра (*Ch. vacuolatum, Ch. perforatum, Ch. aureum*). Эти 3 вида практически не различаются ни по микро-, ни по макроморфологическим признакам.

К 3-й, очень четко очерченной группе относятся 2 вида (*Ch. hypnosporum* и *Ch. echinozygotum*), имеющих *II* тип строения оболочки и пиреноида, *III* тип организации ядра.

Помимо этих групп следует выделить 6 видов с присущим только им сочетанием ультраструктурных признаков (*Ch. novae angliae, Ch. pinguideum, Ch. macrostigmatum, Ch. ellipsoideum, Ch. minutum, Ch. pulchrum*).

Ch. novae angliae имеет *III* тип строения пиреноида, *IV* тип строения клеточной оболочки, *I* тип организации ядра. Клеточная оболочка *Ch. novae angliae* имеет типичное строение, характерное для рода *Chlamydomonas*; состояние клеток этого вида в культуре также соответствует пальмеллоидному состоянию в культуре у хламидомонад. По этим признакам *Ch. novae angliae* следует перенести из рода *Chlorococcum* в род *Chlamydomonas*.

Ch. pinguideum имеет *III* тип строения оболочки и пиреноида, *II* тип организации ядра, а также псевдопиреноид.

У *Ch. pulchrum* выявлены *I* тип строения пиреноида, *II* тип строения оболочки, *II* тип организации ядра, а также электронно-плотная структура.

Ch. macrostigmatum имеет *I* тип строения клеточной оболочки и пиреноида, организации ядра и 2-рядную стигму.

У *Ch. ellipsoideum* выявлены *I* тип строения клеточной оболочки и пиреноида, *II* тип организации ядра; присутствует псевдопиреноид, значительно более крупный, чем у других видов.

Ch. minutum имеет *I* тип строения клеточной оболочки и пиреноида, *II* тип организации ядра; для него характерно наличие псевдопиреноида.

Подобное комплексное изучение видов одного рода дает более полную характеристику рода, позволяет провести более четкие границы между видами и объединить виды в группы со сходной ультраструктурой. Одновременно следует поставить под сомнение существование некоторых видов как самостоятельных. Это касается *Ch. elkhartiense, Ch. isabeliense, Ch. rugosum, Ch. oleofaciens* и *Ch. acidum*, которые по совокупности всех морфологических и ультраструктурных признаков представляют собой, по всей вероятности, один вид. То же самое касается *Ch. vacuolatum, Ch. perforatum* и *Ch. aureum*. В обоих случаях их правильнее рассматривать как разные штаммы одного вида, а *Ch. novae angliae*, как уже упоминалось выше, следует перенести в род *Chlamydomonas*. Дальнейшие кариологические исследования этих водорослей помогут проверить правильность наших предположений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Константинова И. А. Специфическая структура некоторых видов *Chlorococcum* Mengh. (*Chlorophyceae, Chlorococcales*) // Нов. сист. низш. раст. 1988. Т. 25. С. 43—44.

Константинова И. А. Сравнительное изучение тонкого строения клеточной оболочки у видов рода *Chlorococcum* Menegh. (*Chlorophyta*) // Альгология. 1991. Т. 1. № 2. С. 17—23.

Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 172 с.
Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 1594—1597.
Archibald P., Bold H. C. XI. The genus *Chlorococcum* Menegini. Austin, 1970. 115 p.
Brown R. M., Bold H. C. Comparative studies of the algal genera *Tetracystis* and *Chlorococcum* Austin, 1964. 213 p.
Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London—N. Y., 1973. 261 p.
Floyd G. L., Watanabe S. *Neochloris* (*Chlorophyceae*). Comparative fine structure of the zoospores of nine species of *Neochloris* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1989. Vol. 25. N 2. Suppl. P. 4.
Friedl T. Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (*Microthamniales, Chlorophyta*) // Plant Syst. Evol. 1989. Vol. 164. N 1-4. P. 145—159.
Gärtner G., Ettl H. Neugliederung der Gattung *Chlorococcum* Menegini (*Chlorophyta, Chlamydophyceae, Chlorococcales*) // Nova Hedwigia. 1988. Vol. 47. N 3-4. P. 271—278.
Lokhorst G. M., Star W. Concept of the genus *Ulotrix* (*Chlorophyta* strengthened by comparative cytology // Biosystems. 1985. Vol. 18. N 4. P. 357—368.
Mattox K. R., Stewart K. D. Classification of the green algae. N. Y., 1984. P. 29—72.
Melkonian M. H. Structural and evolutionary aspects of the flagellar apparatus in green algae and land plants // Taxon. 1982. Vol. 31. N 2. P. 255—265.
Miller D. H. Cell wall chemistry and ultrastructure of *Chlorococcum oleofaciens* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1978. Vol. 14. N 2. P. 189—194.
Starr R. C. A comparative study of *Chlorococcum* Menegini and other spherical zoosporeproducing genera of the *Chlorococcales* // Indiana Univ. Press. 1955. N 20. P. 1—111.

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VI 1992

SUMMARY

The fine structure of 21 *Chlorococcum* species was studed. The main differences between species are in the ultrastructure of the cell wall, pyrenoid and nucleus. The direct corellation between these characters not necessarily occurs and various combinations of characters are possible. 15 species are combined into 3 groupes based on the combination of these characters; 6 species have their specific combinations.

УДК 582.26 (571.6)

Л. А. Медведева

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ БАССЕЙНА РЕКИ СЕРЕБРЯНКИ (СИХОТЭ-АЛИНСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

L. A. MEDVEDEVA. DIATOMS OF THE SEREBRYANKA RIVER BASIN (SIKHOTE-ALIN RESERVE)

Приведен список диатомовых водорослей р. Серебрянки и нескольких ее притоков, в котором насчитывается 232 вида (с разновидностями и формами — 317 таксонов). Дана краткая экологическая и биогеографическая характеристика исследованной альгофлоры.

Р. Серебрянка — основной водоток Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника — впадает в Японское море, ее длина 72 км. На протяжении 45 км течения река имеет узкую долину, изобилует порогами и перекатами, чередующимися с плесами. Ширина русла реки в верховьях 3—10, а в среднем течении — 15—30 м. После впадения р. Заболоченной р. Серебрянка течет ровно. В ее нижнем течении образуется множество рукавов и проток. В приустьевой части у пос. Терней русло реки расширяется до 100 м. Притоки р. Серебрянки — многочисленные реки и ключи горного и предгорного типов.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав, экологическая и биогеографическая характеристики диатомовых водорослей бассейна р. Серебрянки

Таксоны	Местообитания	Сапробность	Галобность	Ацидофильность	Географическая характеристика
Thalassiosira bramaputrae (Ehr.) Hakansson et Locker	P	—	ev	—	b
Stephanodiscus hantzschii Grun.	P	α	i	al	k
Cyclotella kuetzingiana Thw. var. *radiosa* Fricke	P	o	hl	i	b
C. meneghiniana Kütz.	P	α-β	hl	al	k
C. radiosa (Grun.) Lemm.	P	o	i	al	k
C. stelligera Cl. et Grun.	P	β-o	i	i	k
Melosira juergensii Ag.	B	—	mh	—	—
M. moniliformis (O. Mull.) Ag.	B	—	ev	—	k
M. varians Ag.	B-P	β	hl	al	k
Aulacosira distans (Ehr.) Sim.	B-P	ж-o	i	az	aa
A. granulata (Ehr.) Sim.	P	β	i	al	k
A. italica (Ehr.) Sim.	P	o-β	i	al	k
Actinocyclus octonarius Ag.	—	—	mh	—	—
Fragilaria bicapitata A. Mayer	B	o	hb	al	b
F. brevistriata Grun. var. *brevistriata*	B	o	i	al	k
F. brevistriata var. *elliptica* Grun.	B	—	i	al	k
F. capucina Desm. var *capucina*	P	o-β	i	al	k
F. capucina var. *lanceolata* Grun.	P	o	hb	al	k
F. capucina var. *mesolepta* Rabh.	P	o	i	al	k
F. construens (Ehr.) Grun. var. *construens*	B	o	i	al	k
F. construens var. *binodis* (Ehr.) Grun.	B	—	i	al	k
F. construens var. *subsalina* Hust.	B	—	hl	al	b
F. construens var. *venter* (Ehr.) Grun.	B	o	i	al	k
F. crotonensis Kitton	P	o-β	hl	al	b
F. leptostauron (Ehr.) Hust.	B	o-β	hb	al	b
F. pinnata Ehr. var. *pinnata*	B	o	hl	al	b
F. pinnata var. *lancettula* (Schum) Hust.	B	o	hl	al	b
F. vaucheriae (Kütz.) Peters. var. *vaucheriae*	Ep	β	i	al	k
F. vaucheriae var. *capitellata* (Grun.) Patr.	Ep	—	i	al	k
F. virescens Ralfs var. *virescens*	B	ж	hb	i	aa
F. virescens var. *elliptica* Hust.	B	—	i	i	aa
Synedra acus Kütz.	P	β	i	al	k
S. fasciculata (Ag.) Kütz.	B	β	mh	i	k
S. goulardi Bréb. var. *goulardi*	B	—	—	—	—
S. goulardi var. *telezkoensis* Poretzky	B	—	—	—	—
S. parasitica (W. Sm.) Hust. var. *parasitica*	Ep	β	i	al	k
S. parasitica var. *subconstricta* (Grun.) Hust.	Ep	—	i	al	b
S. pulchella Ralfs ex Kütz. var. pulchella	Ep	β-α	mh	—	k
S. pulchella var. *fasciculata* (Kütz.) Grun.	Ep	—	mh	—	—
S. pulchella var. *lanceolata* O'Meara	Ep	—	mh	—	—
S. rumpens Kütz. var. *rumpens*	B	o	i	al	k
S. rumpens var. *scotica* Grun.	B	—	i	—	k
S. ulna (Nitz.) Ehr. var. *ulna*	B	β	i	al	k
S. ulna var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun.	B	β	i	al	k
S. ulna var. *contracta* Ostr.	B	—	—	—	—
S. ulna var. *danica* (Kütz.) V. H.	P	β	i	al	k
Opephora martyi Herib.	B	o	i	al	b
O. schulzii Brock.	B	—	mh	—	—
Hannaea arcus (Ehr.) Patr. var. *arcus*	B	ж-o	i	al	aa
H. arcus var. *amphioxys* (Rabh.) Patr.	B	ж-o	i	al	aa
H. arcus var. *linearis* (Holmboe) R. Ross f. *linearis*	B	ж-o	i	al	aa
H. arcus var. *linearis* f. *recta* (Skv.) Pr.-Lavr.	B	ж-o	i	al	aa
Diatoma anceps (Ehr.) Kirchn.	B	o-ж	hb	—	aa

Таксоны	Местообитания	Сапробность	Галобность	Ацидофильность	Географическая характеристика
Diatoma hiemale (Roth) Heib. var. *hiemale*	B	ϰ	hb	i	aa
D. hiemale var. *mesodon* (Ehr.) Grun.	B	ϰ	hb	al	aa
D. tenue Ag. var. *elongatum* Lyngb.	B-P	β-o	hl	i	b
D. vulgare Bory var. *vulgare*	B	β	i	i	k
D. vulgare var. *lineare* Grun.	B	—	i	i	k
Meridion circulare (Grev.) Ag. var. *circulare*	B	ϰ-o	hb	al	k
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	B	ϰ	hb	al	k
Tabellaria fenesrata (Lyngb.) Kütz.	B-P	o-β	i	az	k
T. flocculosa (Roth) Kütz.	P	o-ϰ	hb	az	aa
Rhabdonema minutum Kütz.	—	—	ev	—	—
Navicula amphibola Cl.	B	o	i	al	aa
N. bacillum Ehr. var. *bacillum*	B	o	i	al	b
N. bacillum var. *hankensis* Skv.	B	—	—	—	—
N. bacillum var. *minor* V. H.	B	—	i	i	b
B. capitata Ehr. var. *capitata*	B	β-α	hl	al	b
N. capitata var. *hungarica* (Grun.) Ross	B	β	hl	al	b
N. capitata var. *luneburgensis* (Grun.) Patr.	B	—	hl	al	b
N. capitatoradiata Germ.	B	β	i	al	k
N. cincta (Ehr.) Ralfs	B	β-α	hl	al	k
N. concentrica Cart.	B	—	i	al	k
N. costulata Grun.	B	—	hl	al	b
N. crucicula (W. Sm.) Donk.	B	—	mh	i	k
N. cryptocephala Kütz. var. *cryptocephala*	B-P	α	hl	al	k
N. cryptocephala var. *angusta* Boye P.	B	—	i	i	k
N. cryptocephala var. *lata* Poretzky	B	—	i	—	k
N. cuspidata (Kütz.) Kütz.	B	β-α	i	al	k
N. elegans W. Sm.	B	—	mh	—	—
N. elginensis (Greg.) Ralfs	B	o-β	i	i	k
N. gastrum (Ehr.) Kütz.	B	β	i	i	k
N. gregaria Donk.	B	β	mh	al	—
N. halophila (Grun.) Cl.	B	α	mh	al	b
N. integra (W. Sm.) Ralfs	B	—	mh	—	b
N. laevissima Kütz.	B	—	hb	i	k
N. menisculus Schum.	B	β-α	hl	al	k
N. minuscula Grun.	B	o	i	al	k
N. mutica Kütz.	B	β	i	i	k
N. peregrina (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*	B	o	mh	al	k
N. peregrina var. *lanceolata* Skv.	B	—	i	—	b
N. placentula (Ehr.) Grun. f. *placentula*	B	β	i	al	k
N. placentula f. *rostrata* A. Mayer	B	—	i	al	b
N. protracta Grun.	B	—	mh	i	k
N. pseudoscutiformis Hust.	B	—	i	i	aa
N. pupula Kütz. var. *pupula*	B	β	hl	i	k
N. pupula var. *capitata* Hust.	B	—	hl	i	k
N. pupula var. *elliptica* Hust.	B	—	hl	i	k
N. pupula var. *rectangularis* (Greg.) Grun.	B	—	hl	i	k
N. pusio Cl.	B	—	i	i	aa
N. pygmaea Kütz.	B	α	mh	al	b
N. radiosa Kütz.	B	o-β	i	i	k
N. rhynchocephala Kütz.	B	α	i	al	k
N. rotaeana (Rabh.) Grun.	B	ϰ	i	i	b
N. salinarum Grun.	B	—	mh	—	k
N. seminulum Grun.	B	o	i	i	k
N. slesvicensis Grun.	B	—	hl	i	k
N. texana Patr.	B	—	—	—	—

Таксоны	Место-обитания	Сапроб-ность	Галоб-ность	Ацидо-филь-ность	Географичес-кая характе-ристика
Navicula veneta Kütz.	B	α	hl	al	k
N. viridula (Kütz.) Ehr. var. *viridula*	B	α	hl	al	k
N. viridula var. *hankensis* Skv.	B	—	—	—	—
Anomoeoneis serians (Breb. ex Kutz.) Cl. var. *brachysira* (Breb. ex Kütz.) Hust.	B	ϰ	i	az	aa
A. vitrea (Grun.) Ross	B	o	i	al	aa
Stauroneis acuta W. Sm.	B	o	i	al	k
S. anceps Ehr.	B	β	i	i	k
S. parvula Grun.	B	o	i	i	aa
S. phoenicenteron (Nitz.) Ehr.	B	β	i	i	b
S. smithii Grun.	B	β	i	al	b
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh.	B	β	i	al	b
G. distortum (W. Sm.) Cl.	B	—	mh	i	k
G. fasciolata (Ehr.) Griffith et Henfrey	B	—	mh	—	—
Pleurosigma elongatum W. Sm.	B	—	mh	—	—
Pinnularia borealis Ehr.	B	ϰ	i	i	aa
P. braunii (Grun.) Cl. var. *braunii*	B	—	hb	az	b
P. braunii var. *amphicephala* (A. Mayer) Hust.	B	—	hb	i	aa
P. brevicostata Cl.	B	—	i	i	b
P. divergens W. Sm.	B	o	i	i	aa
P. gentilis (Donk.) Cl.	B	—	i	i	k
P. gibba Ehr. var. *gibba* f. *gibba*	B	ϰ	i	i	b
P. gibba var. *gibba* f. *subundulata* A. Mayer	B	—	i	i	b
P. gibba var. *linearis* Hust.	B	—	i	i	b
P. interrupta W. Sm. f. *interrupta*	B	o	i	az	b
P. interrupta f. *minor* Boye P.	B	—	i	i	b
P. krockii (Grun.) Cl.	B	—	hb	—	k
P. maior (Kütz.) Rabh.	B	β	i	i	b
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm.	B	o	hb	i	b
P. microstauron (Ehr.) Cl. var. *microstauron*	B	o	i	i	b
P. microstauron var. *brebissonii* (Kütz.) Hust.	B	β	i	i	b
P. subcapitata Greg.	B	o	i	i	b
P. viridis (Nitz.) Ehr. var. *viridis*	B	β	i	i	b
P. viridis var. *commutata* (Grun.) Cl.	B	—	i	i	b
P. viridis var. *leptogongyla* (Ehr.? Grun.) Cl.	B	—	i	i	b
P. viridis var. *sudetica* (Hilse) Hust.	B	ϰ	i	i	aa
Caloneis amphisbaena (Bory) Cl.	B	β-α	hl	al	k
C. bacillum (Grun.) Cl. var. *bacillum*	B	o	i	al	k
C. bacillum var. *lancettula* (Schulz) Hust.	B	—	i	al	b
C. brevis Grev. var. *distoma* Grun.	B	—	ev	—	—
C. molaris (Grun.) Krammer	B	—	i	i	aa
C. pulchra Messik.	B	—	i	i	k
C. silicula (Ehr.) Cl. var. *silicula*	B	o	i	al	k
C. silicula var. *alpina* Cl.	B	—	—	—	aa
C. silicula var. *ventricosa* (Ehr.) Donk.	B	o	i	al	k
Diploneis elliptica (Kütz.) Cl.	B	o	i	al	k
D. interrupta (Kütz.) Cl.	B	—	mh	i	k
D. ovalis (Hilse) Cl.	B	β	hl	al	b
D. smithii (Breb. ex W. Sm.) Cl. var. *smithii*	B	—	mh	al	k
D. smithii var. *rhombica* Mer.	B	—	mh	—	—
Neidium affine (Ehr.) Pfitz.	B	o	i	al	b
N. ampliatum (Ehr.) Krammer	B	—	hb	i	b
N. bisulcatum (Lagerst.) Cl. var. *bisulcatum*	B	o	hb	i	aa
N. bisulcatum var. *subundulatum* (Grun.) Reim.	B	—	i	i	aa
N. dilatatum (Ehr.) Cl.	B	—	i	—	b

Таксоны	Место-обитания	Сапроб-ность	Галоб-ность	Ацидо-филь-ность	Географи-ческая характе-ристика
Neidium iridis (Ehr.) Cl.	B	*o*	hb	i	b
Amphipleura pellucida (Kütz.) Kütz.	B	*β*	i	al	b
Frustulia rhomboides (Ehr.) De T. var. *rhomboides*	B	*o-x*	hb	az	aa
F. rhomboides var. *amphipleuroides* (Grun.) De T.	B	—	hb	az	aa
F. rhomboides var. *saxonica* (Rabh.) De T.	B	—	hb	az	aa
F. vulgaris (Thw.) De T.	B	*o*	hb	al	b
Brebissonia boeckii Ehr.	B	—	mh	—	b
Cocconeis placentula Ehr. var. *placentula*	B	*β*	i	al	b
C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Cl.	B	—	i	al	b
C. scutellum Ehr. var. *scutellum*	B	—	mh	—	—
C. scutellum var. *parva* Grun.	B	—	mh	—	—
Achnanthes affinis Grun.	B	*o*	i	al	b
A. brevipes Ag.	B	—	mh	—	k
A. conspicua A. Mayer	B	*o*	i	al	b
A. delicatula (Kütz.) Grun.	B	—	mh	—	b
A. exigua Grun.	B	*β*	i	al	k
A. flexella (Kutz.) Brun	B	*x*	hb	i	aa
A. grimmei Krasske	B	—	mh	—	—
A. haukiana Grun. var. *haukiana*	B	—	hl	al	b
A. haukiana var. *rostrata* Schulz	B	—	hl	al	b
A. lanceolata Bréb. ex Kütz. var. *lanceolata*	B	*x-β*	i	al	k
A. lanceolata var. *dubia* Grun.	B	—	i	al	k
A. lanceolata var. *haynaldii* (Istv.-Schaarsch.) Cl.	B	*x-β*	i	al	k
A. lapponica Hust.	B	*x*	nb	i	aa
A. laterostrata Hust.	B	—	i	i	aa
A. linearis (W. Sm.) Grun.	B	*x-o*	i	al	b
A. marginulata Grun.	B	—	i	az	aa
A. microcephala (Kütz.) Grun.	B	—	i	i	k
A. minutissima Kütz.	B	*o-β*	i	i	k
A. oestrupii (A. Cl.) Hust.	B	—	i	i	aa
A. peragallii Brun et Herib.	B	—	i	i	b
Eunotia alpina (Nag.) Hust.	B	*o*	hb	az	aa
E. arcus Ehr.	B	*o*	hb	az	k
E. curvata (Kütz.) Lagerst. var. *curvata*	B	*o*	hb	az	k
E. curvata var. *capitata* (Grun.) Woodhead et Tweed.	B	*o*	i	az	k
E. diodon Ehr.	B	*o*	hb	az	aa
E. exigua (Breb. ex Kütz.) Rabenh.	B	*o*	hb	az	k
E. faba (Ehr.) Grun.	B	*o*	hb	az	aa
E. flexuosa Breb. ex Kütz.	B	*o*	hb	az	k
E. incisa W. Sm. ex Greg.	B	*o*	—	az	—
E. microcephala Krasske ex Hust. var. *microcephala*	B	*o*	i	—	—
E. microcephala var. *tridentata* (A. Mayer) Hust.	B	—	—	az	—
E. monodon Ehr.	B	*o*	hb	az	k
E. pectinalis (O. F. Mull.?) Rabh. var. *pectinalis*	B	*x*	hb	az	k
E. pectinalis var. *minor* (Kütz.) Rabh.	B	*o-x*	hb	az	k
E. pectinalis var. *undulata* (Ralfs) Rabh.	B	*o*	i	—	k
E. polydentula Brun var. *polydentula*	B	*x-o*	hb	az	k
E. polydentula var. *perpusilla* Grun.	B	*x*	hb	—	aa
E. praerupta Ehr. var. *praerupta*	B	*o*	hb	az	aa
E. praerupta var. *bidens* (Ehr.) Grun.	B	—	hb	az	aa
E. praerupta var. *inflata* Grun.	B	*o*	hb	az	aa
E. praerupta var. *muscicola* Boye P.	B	*o*	hb	az	aa
E. septentrionalis Ostr.	B	*o*	hb	az	aa
E. sudetica O. Mull	B	*o*	i	az	aa

Таксоны	Место-обитания	Сапроб-ность	Галоб-ность	Ацидо-филь-ность	Географи-ческая характе-ристика
Eunotia valida Hust.	B	*o*	hb	az	b
Rhoicosphenia abbreviata (Ag.) Lange-Bertalot	B	*β*	hl	al	k
Cymbella aequalis W. Sm.	B	*o*	i	al	b
C. affinis Kütz.	B	*o-β*	i	al	b
C. aspera (Ehr.) Cl.	B	*β*	i	al	aa
C. cesatii (Rabh.) Grun.	B	*ϰ*	hb	i	aa
C. cistula (Ehr.) Kirchn.	B	*β*	i	al	b
C. cuspidata Kütz.	B	—	i	i	b
C. gracilis (Ehr.) Kütz.	B	*ϰ*	hb	i	aa
C. minuta Hilse ex Rabh.	B	*β*	i	i	k
C. naviculiformis Auersw. ex Herib.	B	*o*	i	i	b
C. sinuata Greg. var. *sinuata*	B	*o*	i	al	b
C. sinuata var. *ovata* Hust.	B	—	i	i	b
C. subcuspidata Krammer	B	*o*	i	az	aa
C. tumida (Breb.) V. H.	B	*β*	i	al	b
C. turgidula Grun.	B	—	—	i	—
Amphora delphinea (Bail.) A. S. var. *minor* Cl.	B	—	i	i	b
A. holsatica Hust.	B	—	mh	—	—
A. libyca Ehr.	B	—	i	al	k
A. ovalis (Kütz.) Kütz. var. *ovalis*	B	*o-β*	o	al	k
A. pediculus (Kütz.) Grun.	B	*β*	i	al	k
Gomphonema acuminatum Ehr.	B	*β*	i	al	b
G. affine Kütz.	B	*β*	i	al	b
C. angustatum (Kütz.) Rabh.	B	*o*	i	al	b
G. angustum Ag.	B	*o*	i	al	b
G. augur Ehr.	B	*β*	i	i	aa
G. clavatum Ehr.	B	*o*	i	i	b
G. gracile Ehr. emend. V. H.	B	*o*	i	i	aa
G. olivaceum (Hornemann) Bréb. var. *olivaceum*	B	*β*	i	al	b
G. olivaceum var. *calcareum* (Cl.) Cl.	B	*β*	i	al	b
G. olivaceum var. *minutissimum* Hust.	B	—	i	al	b
G. parvulum (Kütz.) Kütz.	B	*β*	i	i	b
G. truncatum Ehr.	B	*β*	i	al	b
G. vastum Hust.	B	—	—	—	—
G. ventricosum Greg.	B	*ϰ*	i	i	aa
Gomphoneis guadripunctatum (Ostr.) P. Dawson ex R. Ross et Sims.	B	—	—	—	—
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Schmidt	B	*ϰ*	hb	i	aa
Entomoneis alata (Ehr.) Ehr.	P	—	mh	—	—
E. paludosa (W. Sm.) Reim.	P	—	mh	—	k
Epithemia adnata (Kütz.) Bréb. var. *adnata*	B	*β*	i	al	k
E. adnata var. *porcellus* (Kütz.) Patr.	B	—	i	al	k
E. adnata var. *saxonica* (Kütz.) Patr.	B	*o-β*	i	al	k
E. turgida (Ehr.) Kütz.	B	*β*	hl	al	b
Denticula elegans Kütz.	B	*ϰ*	i	al	b
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Mull. var. *gibba*	B	*o*	i	al	b
Rh. gibba var. ventricosa (Kütz.) H. et M. Perag.	B	—	i	al	b
Rh. gibberula (Ehr.) O. Mull.	B	—	hl	al	b
Rh. musculus (Kütz.) O. Mull.	B	*o*	mh	al	—
Nitzschia acicularis W. Sm.	P	*α*	i	al	k
N. amphibia Grun.	B	*β*	i	al	b
N. angustata (W. Sm.) Grun. var. *angustata*	B	*α*	i	al	b
N. angustata var. *acuta* Grun.	B	—	i	al	b
N. angustata var. *curta* Grun.	B	—	i	i	b
N. apiculata (Greg.) Grun.	B	*α*	mh	—	—

Таксоны	Местообитания	Сапробность	Галобность	Ацидофильность	Географическая характеристика
Nitzschia bremensis Hust.	B	—	—	—	—
N. capitellata Hust.	B	—	i	i	k
N. communis Rabh. var. *abbreviata* Grun.	B	—	i	al	b
N. commutata Grun.	B	—	mh	—	—
N. dissipata (Kütz.) Grun.	B	*o-β*	i	al	b
N. dubia W. Sm.	B	*β-α*	hl	—	k
N. filiformis (W. Sm.) Hust.	B	*β-α*	hl	—	—
N. fonticola Grun.	B	*o*	i	al	b
N. frustulun (Kütz.) Grun. var. *frustulum*	B	*o*	hl	al	k
N. frustulum var. *asiatica* Hust.	B	—	hl	—	b
N. frustulum var. *subsalina* Hust.	B	—	hl	al	b
N. gracilis Hantzsch var. *gracilis*	B	*β*	i	i	b
N. gracilis var. *minor* Skabitsch.	B	—	i	i	b
N. heufleriana Grun.	B	*o*	i	al	b
N. hungarica Grun.	B	*α*	mh	al	—
N. kuetzingiana Hilse	B-P	—	hl	al	b
N. linearis W. Sm.	B	*o*	i	i	b
N. microcephala Grun.	B	*o*	hl	al	—
N. obtusa W. Sm. var. *nana* V. H.	B	—	mh	—	b
N. obtusa var. *scalpelliformis* Grun.	B	—	hl	—	b
N. palea (Kütz.) W. Sm. var. *palea*	B	*α*	i	i	k
N. palea var. *capitata* Wisl. et Poretzky	B	*β*	i	i	b
N. palea var. *tenuirostris* Grun.	B	—	i	i	b
N. parvula Lewis	B	*o-β*	hl	—	—
N. recta Hantzsch	B	*β*	i	al	b
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	B	*β-α*	mh	al	k
N. stagnorum Rabh.	B	*α*	i	al	k
N. thermalis Kütz. var. *minor* Hilse	B	—	i	al	b
N. tryblionella Hantzsch var. *tryblionella*	B	*β*	hl	al	b
N. tryblionella var. *ambigua* Grun.	B	—	hl	—	b
N. tryblionella var. *constricta* I. Kiss.	B	—	—	—	—
N. tryblionella var. *levidensis* (W. Sm.) Grun.	B	—	hl	al	b
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. var. *amphioxys*	B	*β-α*	i	al	k
H. amphioxys var. *major* Grun.	B	—	i	al	k
Bacillaria paxillifer (O. Mull.) Hendey	P	*β*	mh	—	k
Surirella angustata Kütz.	B	*β*	i	al	k
S. didyma Kutz. var. *minor* Skv.	B	—	i	—	—
S. linearis W. Sm. var. *linearis*	B	*β*	i	i	b
S. linearis var. *helvetica* (Brun) Meist.	B	—	i	—	—
S. ovalis Breb. var. *ovalis*	B	—	mh	al	k
S. ovalis var. *apiculata* Schmidt	B	—	mh	—	—
S. ovata Kütz. var. *ovata*	B	*β*	i	i	b
S. ovata var. *pinnata* (W. Sm.) Hust.	B	—	i	al	b
S. pantocsekii Meist.	B	—	—	—	b
S. robusta Ehr. var. *splendida* Ehr. f. *splendida*	B	*β*	i	al	b
S. robusta var. *splendida* f. *punctata* Hust.	B	—	—	—	—
S. turgida W. Sm. f. *baicalensis* Skv.	B	—	—	—	—

Примечание. Местообитания: B — бентосные, P — планктонные, B-P — бентосно-планктонные, Ep — эпифит. Галобность: i — индифферент, hl — галофил, hb — галофоб, mh — мезогалоб, ev — эвгалоб. Ацидофильность: al — алкалифил, az — ацидофил, i — индифферент. Сапробность: *x* — ксеносапробионт, *x-o* — ксено-олигосапробионт, *o-x* — олиго-ксеносапробионт, *x-β* — ксено-бетамезосапробионт, *o* — олигосапробионт, *o-β* — олиго-бетамезосапробионт, *β-o* — бета-олигосапробионт, *β* — бетамезосапробионт, *β-α* — бета-альфамезосапробионт, *α-β* — альфа-бетамезосапробионт, *α* — альфамезосапробионт. Географическая характеристика: aa — арктоальпийский, b — бореальный, k — космополит. «—» — нет данных.

ТАБЛИЦА 2

Родовой состав флоры диатомовых водорослей р. Серебрянки

Роды	Число видов	Роды	Число видов
Thalassiosira	1 (1)	*Neidium*	5 (6)
Stephanodiscus	1 (1)	*Amphipleura*	1 (1)
Cyclotella	4 (4)	*Frustulia*	2 (4)
Melosira	3 (3)	*Brebissonia*	1 (1)
Aulacosira	3 (3)	*Cocconeis*	2 (4)
Actinocyclus	1 (1)	*Achnanthes*	17 (20)
Flagilaria	9 (18)	*Eunotia*	16 (24)
Synedra	7 (15)	*Rhoicosphenia*	1 (1)
Opephora	2 (2)	*Cymbella*	13 (14)
Hannaeae	1 (4)	*Amphora*	5 (5)
Diatoma	4 (6)	*Gomphonema*	12 (14)
Meridion	1 (2)	*Gomphoneis*	1 (1)
Tabellaria	2 (2)	*Didymosphenia*	1 (1)
Rhabdonema	1 (1)	*Entomoneis*	2 (2)
Navicula	36 (48)	*Epithemia*	2 (4)
Anomoeoneis	2 (2)	*Denticula*	1 (1)
Stauroneis	5 (5)	*Rhopalodia*	3 (4)
Gyrosigma	3 (3)	*Nitzschia*	27 (38)
Pleurosigma	1 (1)	*Hantzschia*	1 (2)
Pinnularia	13 (21)	*Bacillaria*	1 (1)
Caloneis	6 (9)	*Surirella*	8 (12)
Diploneis	4 (5)		

Примечание. В скобках приведено общее число таксонов, включая разновидности и формы.

Нами были приведены предварительные результаты изучения альгофлоры р. Серебрянки (Медведева, 1981) и опубликован список водорослей, состоящий из 7 отделов, за исключением диатомовых (Медведева, 1990).

К настоящему моменту в результате исследований, проведенных нами в 1976—1982 гг., в бассейне р. Серебрянки обнаружено 232 вида диатомовых водорослей (включая разновидности и формы — 317 таксонов) из 43 родов (табл. 1, 2). Ранее для этой реки и ее притоков был указан 41 вид из этого отдела (Медведева, 1981).

Виды в списке приведены в соответствии с системой, принятой отечественными диатомологами (Диатомовые водоросли СССР, 1988).

Диатомовые водоросли являются наиболее многочисленной и разнообразной в видовом отношении группой и играют основную роль в сложении донных альгоценозов р. Серебрянки и 32 обследованных притоков. На первом месте по видовому и внутривидовому разнообразию стоит *Navicula* Bory — 36 видов (с разновидностями и формами — 48 таксонов), на втором — *Nitzschia* Hass. — 27 видов (38 таксонов). Довольно разнообразно представлены роды: *Achnanthes* Bory — 17 видов (20 таксонов), *Eunotia* Ehr. — 16 (24), *Pinnularia* Ehr. — 13 (21), *Cymbella* Ag. — 13 (14) и *Gomphonema* Ag. — 12 видов (14 таксонов) (табл. 1, 2). Однако наиболее богатые в таксономическом отношении роды (*Navicula, Nitzchia, Eunotia, Pinnularia*) чаще всего не играют большой роли в составе обрастаний р. Серебрянки. В комплексе видов, доминирующих в обрастаниях камней в верхнем и среднем течении р. Серебрянки и ее притоков, нами выделены *Hannaea arcus* с разновидностями, *Diatoma hiemale* var. *hiemale* и var. *mesodon, Cymbella minuta, Meridion circulare, Cocconeis placentula* var. *euglypta, Synedra ulna, S. goulardi* var. *telezkoensis, Achnanthes minutissima, Didymosphenia geminata, Gomphonema olivaceum, C. angustatum* и некоторые другие виды. В нижнем замедленном течении реки в обрастаниях высших растений и камней наблюдается большое количество разнообразных диатомовых

ТАБЛИЦА 3

Распределение диатомовых водорослей р. Серебрянки по экологическим группам

Показатель	Число таксонов	% от общего состава флоры
Местообитания		
Бентосные	283	89.3
Планктонные	19	6.0
Бентосно-планктонные	6	1.9
Эпифиты	7	2.2
Нет данных	2	0.6
Сапробность		
Ксеносапробионты (в том числе *x*, *x-o*)	26	8.2
Олигосапробионты (в том числе *o-x*, *x-β*, *o*, *o-β*)	87	26.9
Бетамезосапробионты (в том числе *β-o*, *β*, *β-α*)	65	20.3
Альфамезосапробионты (в том числе *α-β*, *α*)	14	4.3
Нет данных	125	39.4
Отношение к pH		
Алкалифилы	138	43.5
Индифференты	87	27.5
Ацидофилы	32	10.1
Нет данных	60	18.9
Галобность		
Эвгалобы	4	1.3
Мезогалобы	40	12.6
Олигогалобы		
Галофилы	41	12.9
Индифференты	171	53.9
Галофобы	45	14.2
Нет данных	16	5.1

водорослей. В массе вегетируют *Melosira varians, Epithemia adnata, Rhopalodia gibba, Cymbella cistula* и др. В устье наблюдается перемешивание вод реки с солеными водами Японского моря. В результате комплекс доминирующих видов резко изменяется. Здесь в большом количестве развиваются *Melosira moniliformis, Synedra fasciculata, Rhoicosphenia abbreviata* и др.

Среди диатомовых водорослей бассейна р. Серебрянки преобладают бентосные организмы — 283 вида, что составляет почти 90% от общего числа обнаруженных диатомей (табл. 3). Планктонных видов найдено немного — 19, отмечены они преимущественно в нижнем течении реки. Указано также 6 бентосно-планктонных видов и 7 эпифитных форм.

Как видно из табл. 3, наибольшая часть диатомовых водорослей р. Серебрянки — обитатели чистых вод. Такие виды, как *Hannaea arcus, Cymbella cesatii, Diatoma hiemale* var. *mesodon, Achnanthes minutissima* и др., совершенно не выносят присутствия в воде растворенных органических веществ. Наиболее многочисленна группа олигосапробионтов — 87 таксонов (27%), группа бетамезосапробионтов содержит 65 таксонов (20.5%), группа ксеносапробионтов — 26 таксонов (8.2%). Для 125 видов сапробная характеристика неизвестна. Массовое вегетирование в обрастаниях олиго- и ксеносапробионтов свидетельствует о значительной чистоте вод обследованного бассейна. Действительно, индекс сапробности р. Серебрянки и ее основных притоков колебался от 0.4 до 1.4, что соответствует I и II классам чистоты воды.

По отношению к pH среды (табл. 3) наиболее широко представлена группа алкалифилов — 138 таксонов (43.5%). Сюда относятся такие массовые обрастатели, как *Meridion circulare, Diatoma hiemale* var. *mesodon, Hannaea arcus, Gomphonema olivaceum,* виды родов *Fragilaria, Achnanthes.* Ряд обычных, часто встречающихся видов принадлежит к группе индифферентов, в которой насчитывается 87 форм (27.5%). К ним относятся *Didymosphenia geminata, Cymbella minuta,* виды родов *Neidium* и *Pinnularia.* Группа ацидофилов невелика — 32 таксона. Она представлена в основном видами рода *Eunotia*, другие виды из этой группы обнаружены в небольших количествах и большого веса в экологической характеристике альгофлоры р. Серебрянки не имеют. Полученные результаты хорошо соответствуют нашим данным по определению pH вод р. Серебрянки (в основном течении реки pH среды колебалась от 7.0 до 8.2).

По отношению к солености воды диатомовые водоросли р. Серебрянки в подавляющем большинстве относятся к группе индифферентов — 171 таксон (53.9%). Интересно отметить, что группы мезогалобов, галофилов и галофобов содержат приблизительно одинаковое количество форм (40, 41 и 45 соответственно) и в каждую из них входят массовые виды. Так, в верхнем и среднем течении реки в обрастаниях камней наряду с массовыми индифферентами, такими как *Hannaea arcus, Synedra ulna, Cymbella minuta, Gomphonema angustatum,* в большом количестве вегетировали галофобы *Meridion circulare, Diatoma hiemale* var. *mesodon* и др. В устье реки богато представлены как галофилы, так и мезогалобы. В числе доминантов можно назвать *Melosira juergensii, Synedra fasciculata, Rhoicosphenia abbreviata, Surirella ovalis.* Найдено также 4 типично морских вида (табл. 3).

В составе географических элементов преобладают бореальные виды и космополиты (табл. 4). Группа арктоальпийских видов невелика, в ней насчитывается 51 вид. Среди массовых видов встречаются водоросли всех трех групп. Это космополиты *Tabellaria fenestrata, Meridion circulare, Synedra ulna, Cymbella minuta,* арктоальпийские виды *Diatoma hiemale, Hannaea arcus, Cymbella cesatii, Didymosphenia geminata,* а также бореальные виды *Cocconeis placentula* var. *euglypta, Cymbella cistula, Gomphonema angustatum, G. olivaceum* (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Географическая характеристика флоры диатомовых водорослей р. Серебрянки

Географические элементы	Число таксонов	% от общего состава
Космополиты	111	35.0
Бореальные	113	35.6
Арктоальпийские	51	16.1
Нет данных	42	13.3

Navicula texana, Amphora delphinea var. *minor, Caloneis pulchra, Brebissonia boeckii, Opephora schulzii* и др. указываются как редкие виды.

В целом альгофлора диатомовых водорослей р. Серебрянки и ее основных притоков характеризуется преобладанием бентосных олигогалобных, олигосапробных видов, предпочитающих среду обитания со щелочной реакцией. В устье реки вследствие замедления скорости течения и проникновения соленых вод Японского моря наблюдается развитие планктонных группировок с присутствием в них мезогалобных видов. Преобладание в обрастаниях арктоальпийских и бореальных видов указывает на северный характер диатомовой флоры р. Серебрянки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 1. Л., 1988. 116 с.; Вып. 2. СПб, 1992. 125 с.

Медведева Л. А. Материалы к флоре пресноводных водорослей Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 10—20.

Медведева Л. А. Материалы к альгофлоре реки Серебрянки и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алинский заповедник) // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 23—28.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 14 VII 1993

SUMMARY

A list of *Diatoms* (232 species, 317 taxa with varieties and forms) of the Serebryanka river basin is presented. Short ecological and biogeographical description of algal flora is given.

УДК 582.26 : 581.5

А. М. Степанов, Р. Р. Кабиров, Е. К. Мусаев

СОСТОЯНИЕ СИНУЗИЙ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В РАЙОНЕ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС

A. M. STEPANOV, R. R. KABIROV, E. K. MUSAYEV. THE CONDITION OF SOIL ALGAL SINUSIA OF FOREST ECOSYSTEMS IN CHERNOBYL AES REGION

Проведена оценка качественного состава и количественных параметров синузий почвенных водорослей в лесных сообществах на разном удалении от Чернобыльской АЭС.

Чернобыльская катастрофа дала уникальную возможность изучить последствия крупномасштабных аварий на атомных электростанциях для различных компонентов экосистем. В районе Чернобыльской АЭС исследования проводили в 1988—1989 гг. в 50—80-летних сосняках кустарниково-зеленомошно-разнотравных. Приведенные в статье данные не являются окончательными, а характеризуют один из этапов изменения лесных экосистем в результате аварии.

Пробные площади располагали на двух трансектах: на западной — на расстояниях 1.5, 5, 8, 18 км от саркофага; на юго-восточной — на расстояниях 7, 20, 30, 40 км. Уровни радиации на поверхности почвы в момент отбора проб (т. е. мощности доз излучения) соответственно составляли (1.25, 0.27, 0.05, 0.05) $\cdot 10^{-10}$ на западной трансекте и (1.32—1.40, 0.17—0.18, 0.15—0.19, 0.1) $\cdot 10^{-10}$ кул/кг $\cdot$ с — на юго-восточной.

При изучении фитоценотических параметров использованы классические методы учета растительности (Сукачев, 1956; Программа ..., 1974). Для альгологического анализа на каждой пробной площади с глубины 0—5 см отбирали 15—20 индивидуальных почвенных проб, из которых составляли смешанный образец. Методика выявления видового состава и оценки степени развития почвенных водорослей описана ранее (Кабиров, Шилова, 1990). При экологическом анализе основывались на классификации экобиоморф почвенных водорослей, разработанной Э. А. Штиной (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984).

На площадках западной трансекты прослеживалась общая тенденция снижения величины фитоценотических параметров с приближением к центру загрязнения. Она нарушалась только на ближайшей к саркофагу площадке с пораженным лесом, где за счет осветления нижних ярусов после высыхания древостоя наблюдался аномально большой прирост суммарной фитомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (табл. 1). При этом происходили обеднение видового состава, выпадение из сообщества многих типично лесных видов и появление луговых. Указанная тенденция менее выражена на юго-восточной трансекте, что, возможно, связано с бо́льшим удалением юго-восточных пробных площадок от источника выбросов. Кроме того, наблюдалось изменение фитомассы отдельных популяций доминирующих видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (табл. 2, 3).

ТАБЛИЦА 1

Изменение основных фитоценотических параметров лесных экосистем в районе Чернобыльской АЭС

Фитоценотические параметры	Западная трансекта				Юго-восточная трансекта			
	расстояние от эпицентра загрязнения, км							
	1.5	5	8	18	7	20	30	40
Площадь поперечного сечения стволов, $м^2$/га	—	48.8	35.9	45.6	64.1	35.7	40.9	47.3
Запас древесины, $м^3$/га	—	399.0	295.9	377.5	512.8	257.0	347.7	469.5
Жизненное состояние, баллы	—	3.5	4	4	4	4	4	4
Фитомасса кустарничково-травяного и мохово-лишайникового ярусов, ц/га	638.6	253.7	364.2	419.6	91.5	265.2	75.5	126.7
Общее проективное покрытие кустарничково-травяного и мохово-лишайникового ярусов, %	90	50	95	80	65	70	45	77
Число видов кустарничково-травяного и мохово-лишайникового ярусов	3	10	15	9	20	11	24	14
Масса подстилки, г/$м^2$	4029	3741	4398	4760	2473	1408	1625	1144
Мощность подстилки, см	0.7	2.0	1.2	4.2	2.1	8.4	4.0	8.5
Обилие почвенных водорослей, баллы	209	15	64	50	45	46	100	66
Интегральный коэффициент сохранности фитоценоза, %	46.1	64.4	72.9	80.2	74.7	71.6	70.1	76.0

Примечание. «—» — деревья погибли.

Почвенные водоросли обладают высокой устойчивостью к радиоактивному излучению (Shields, Drouet, 1962; Akiyama, 1966; Woollon, 1981). С увеличением дозы радиации первыми погибали деревья, затем поочередно исчезали кустарники, травы, мхи, лишайники, и наконец при максимуме гамма-облучения сохранялись только почвенные водоросли (Woodwell, 1967).

Группировки почвенных водорослей в районе Чернобыльской АЭС на расстоянии 5—40 км от центра радиоактивного загрязнения являются типичными для лесных фитоценозов; по видовому разнообразию в них преобладают зеленые и желтозеленые. Комплекс доминантов состоял из зеленых водорослей: *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova, *Chlamydomonas elliptica* Korsch., *Ch. intermedia* Chod., *Ch. media* Klebs, *Chlorhormidium flaccidum* (Kütz.) Fott, *Chlorosarcinopsis minor* (Gern.) Herndon, *Myrmecia biatorellae*

ТАБЛИЦА 2

Сухая фитомасса, г/м^2, представителей травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в сосняках кустарничково-зеленомошно-разнотравных западной трансекты в районе Чернобыльской АЭС (1988 г.)

Виды	Расстояние от эпицентра загрязнения, км			
	1.5	5	8	18
Vaccinium myrtillus L.		77.6	26.4	111.1
V. vitis-idaea L.			4.2	2.0
Calluna vulgaris (L.) Hull		4.8	0.4	6.6
Festuca polesica Zapał			26.8	393.1
Carex sp.				0.3
Stellaria graminea L.			1.3	
Poa pratensis L.	212.7	8.6	46.8	0.5
Geranium pratense L.			31.1	
Bromopsis inermis (Leys.) Holub.			0.2	
Galium palustre L.		2.4		2.2
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce			21.3	
Medicago falcata L.			2.0	
Ranunculus repens L.			1.0	
Pycreus flavescens (L.) Reichenb.			5.3	
Viola tricolor L.	32.8			
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.		119.8	141.0	277.3
Polytrichum commune Hedw.		0.1	13.5	3.0
Dicranum scoparium Hedw.		26.5	45.4	16.6
Cladonia sylvatica (L.) Hoffm.		7.0	1.7	

ТАБЛИЦА 3

Сухая фитомасса, г/м^2, представителей травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в сосняках кустарничково-зеленомошно-разнотравных юго-восточной трансекты в районе Чернобыльской АЭС (1989 г.)

Виды	Расстояние от эпицентра загрязнения, км			
	7	20	30	40
Vaccinium myrtillus L.	11.3	84.0	3.01	75.9
V. vitis-idaea L.	+	6.8	1.2	3.8
Festuca polesica Zapał.	0.15	+	+	+
Stellaria graminea L.	3.5	0.28	0.15	+
Bromopsis inermis (Leys.) Holub.	9.3	6.7	1.8	2.5
Trientalis europaea L.	0.16	0.58	+	0.22
Melampyrum nemorosum L.	0.16		0.49	+
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn	5.10	+	19.5	4.2
Melica nutans L.	17.5		1.2	
Hieracium umbellatum L.	2.6		0.9	
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	4.7		+	+
Stachys recta L.	0.44		0.13	
Chimaphila umbellata (L.) W. Barton	0.68			
Convallaria majalis L.			0.46	
Thalictrum flavum L.			0.41	
Mentha arvensis L.			0.50	
Viola mirabilis L.	0.18			
Thymus serpyllum L.	0.10			
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	20.80	130.8	3.6	36.1
Mnium sp.	4.3	4.04	1.2	2.07
Dicranum sp.	8.3	31.0	1.38	0.95
Polytrichum commune Hedw.		0.92	9.3	

Примечание. «+» — меньше 0.1 г/м^2.

ТАБЛИЦА 4

Таксономический состав почвенных водорослей в районе Чернобыльской АЭС

Отделы, порядки	Число видов							
	западная трансекта				юго-восточная трансекта			
	расстояние от источника загрязнения, км							
	1.5	5	8	18	7	20	30	40
Отд. *Cyanophyta*								
Пор. *Oscillatoriales*	2							
Отд. *Chlorophyta*								
Пор. *Chlamydomonadales*	10	2	4	4		2	6	1
Пор. *Chlorococcales*	7	4	2	1	2	2	2	4
Пор. *Chlorosarcinales*	3				1		1	1
Пор. *Ulotrichales*	3	3	3			1	1	
Пор. *Microsporales*			1					
Отд. *Xanthophyta*								
Пор. *Heterococcales*	4	3	2					1
Пор. *Tribonematales*	3							
Отд. *Bacillariophyta*								
Пор. *Raphinales*	4							
Всего порядков	8	4	5	2	2	3	4	4
Всего видов	36	12	12	5	3	5	10	7

(Tschermak-Woess et Plessl) Boye-Pet., *Spongiochloris typica* Trainor et McLean, *Stichococcus bacillaris* Näg., *S. minor* Näg.

Всего на учетных площадках двух трансект на расстоянии 5—40 км от источника загрязнения обнаружено 32 вида почвенных водорослей, из них 5 желтозеленых (16%) и 27 зеленых. Диатомовые и синезеленые не выявлены (табл. 4).

Многие авторы отмечают, что для лесных альгосинузий характерно преобладание зеленых и желтозеленых водорослей, особенно одноклеточных из родов *Chlamydomonas, Coccomyxa, Chlorococcum, Chlorella, Pleurococcus* и нитчатых из родов *Ulothrix, Stichococcus, Chlorhormidium*. Им сопутствуют нитчатые желтозеленые и бриофильные диатомовые водоросли. Синезеленые играют подчиненную роль, в хвойных лесах в некоторых случаях они практически отсутствуют (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984).

По составу экобиоморф в рассматриваемых альгогруппировках преобладали С и Х жизненные формы. Общий характер распределения экобиоморф здесь сходен с распределением, приведенным ранее для лесных фитоценозов СССР (Алексахина, Штина, 1984).

Альгогруппировка участка, расположенного наиболее близко к источнику радиоактивного загрязнения (в 1.5 км), имела некоторые отличия от ранее рассматриваемых по флористическому разнообразию, спектру экобиоморф и по степени развития всего сообщества. Здесь наряду с зелеными и желтозелеными выявлены диатомовые и синезеленые (табл. 4). Доминирующий комплекс состоял из диатомовых *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Pinnularia borealis* Ehr. и одноклеточной зеленой водоросли *Myrmecia incisa* Reisigl.

Спектр жизненных форм водорослевого сообщества данного участка в общих чертах сходен со спектром экобиоморф более удаленных местообитаний. Это свидетельствует о том, что радиоактивное заражение местности не привело к коренной перестройке альгогруппировок. Состав и характер распределения экобиоморф почвенных водорослей сохраняют основные черты, присущие альгосинузиям лесных фитоценозов. Обнаруженное своеобразие состава видов и экобиоморф, по-видимому, объясняется в основном изменением характера растительности. На расстоянии 1.5 км от источника загрязнения пробы отбирали в сильно разреженном 70—80-летнем сосняке с развитой травянистой растительностью с общим проективным покрытием около 80—100%. Данное местообитание можно рассматривать как экотонное, переходное между лесом и лугом, поэтому здесь возрастает видовое разнообразие и появляются синезеленые и диатомовые водоросли, характерные для луговых альгосинузий.

Оценить степень развития альгогруппировки можно по обилию популяций входящих в нее видов. Выражая обилие популяций в баллах и складывая эти значения, получаем суммарную балльную оценку степени развития рассматриваемой альгогруппировки, которая зависит от числа видов и интенсивности их развития. Суммарное обилие видов в пробах, взятых на учетных площадках, представлено в табл. 1.

Каждый приведенный в табл. 1 показатель дает представление об изменении одной из сторон структурно-функциональной организации фитоценоза, но ни один не характеризует изменение фитоценоза в целом. Для комплексной числовой оценки всего растительного сообщества мы использовали интегральный коэффициент сохранности фитоценоза ($ИКС_ф$), позволяющий получить обобщенную характеристику состояния фитоценоза (Степанов, 1988). Расчеты показывают, что зона влияния аварии Чернобыльской АЭС, оцениваемая по величине этого интегрального показателя для лесных фитоценозов, к настоящему времени не распространяется далее 7 км от эпицентра. За границей этой зоны изменяются лишь отдельные показатели растительного сообщества. При этом в зоне воздействия Чернобыльской АЭС не выявлено существенных изменений качественного состава и количественных параметров альгосинузий. О высокой устойчивости почвенных водорослей к данному типу техногенного воздействия свидетельствует их интенсивное развитие на удалении 1.5 км от эпицентра аварии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 149 с.

Кабиров Р. Р., Шилова И. И. Почвенные водоросли свалок и полигонов твердых бытовых и промышленных отходов в условиях крупного промышленного города // Экология. 1990. № 5. С. 10—18.

Программа и методика биогеоценотических исследований / Отв. ред. Н. В. Дылис. М., 1974. 403 с.

Степанов А. М. Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши // Экотоксикология и охрана природы. М., 1988. С. 28—108.

Сукачев В. Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 4. С. 876—882.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.

Akiyama M. Soil algae vegetation of irradiated field and natural strongly radio-active district in Japan // Bull. Shimane Univ. 1966. N 16. P. 126—134.

Shields L. M., Drouet F. Distribution of terrestrial algae within the Nevada Test Site // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 49. N 6. P. 547—554.

Woodwell G. M. Radiation and the patterns of nature // Science. 1967. Vol. 156. N 3774. P. 461—467.

Woollon F. B. M., Davies C. R. The response of bryophytes to ionizing radiation // Environ. Exp. Bot. 1981. Vol. 21. P. 89—93.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова РАН
Москва
Лаборатория биомониторинга Отдела
биохимии и цитохимии РАН
Уфа

Получено 4 XII 1992

SUMMARY

The qualitative composition and quantitative parameters of soil algal sinusia was determined in the forest ecosystems located at various distances from Chernobyl AES.

УДК 582.293.368

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

Н. Б. Истомина

РАЗМНОЖЕНИЕ *LOBARIA PULMONARIA* (*STICTACEAE, LICHENS*) В ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

N. B. ISTOMINA. REPRODUCTION OF *LOBARIA PULMONARIA* (*STICTACEAE, LICHENS*) IN SOUTH TAIGA FORESTS OF THE CENTRAL FORESTRY BIOSPHERIC RESERVE

Рассмотрены особенности размножения лобарии легочной в южнотаежных лесах Центрально-лесного биосферного заповедника. Обнаружены значительное преобладание вегетативного размножения и разнообразие его форм. Выявлены 2 новые формы изидий для данного вида лишайника.

Лобария легочная *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. — один из видов лишайников, занесенных в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). В программе по исследованию редких и исчезающих видов лишайников (Трасс и др., 1988) важное место отводится изучению их морфологии, цитологии и физиолого-биохимических особенностей. Изучение размножения лобарии легочной выполняется в рамках комплексных лихеноиндикационных исследований в Центрально-лесном биосферном заповеднике (Истомина, 1990).

В литературе у лобарии легочной отмечается наличие органов полового типа размножения (апотеции), а также вегетативного (сорали с соредиями, которые иногда могут прорастать в палочковидные соредиальные изидии) (Голубкова, 1966; Блюм, 1975, и др.). Нами было проанализировано 460 слоевищ лобарии с различных древесных пород (осины, вяза, клена, рябины, ольхи черной). У 359 из них (78%) отмечены органы размножения 2 типов (табл. 1). В исследуемой популяции лобарии доминирует вегетативный тип размножения. Но долю слоевищ только с апотециями приходится менее 2%. У незначительного числа талломов одновременно присутствовали соредии, изидии и апотеции. Слоевища с апотециями обнаружены только на осине. Отсутствие органов полового размножения на талломах лобарии с других пород деревьев, по-видимому, объясняется небольшим по сравнению с найденным на осине числом исследованных слоевищ.

Из органов вегетативного размножения нами отмечены соредии, развивающиеся в соралях, а также 4 формы изидий — шаровидные, цилиндрические, чешуйковидные и коралловидные. Причем 2 последние для лобарии легочной

ТАБЛИЦА 1

Соотношение типов размножения *Lobaria pulmonaria* на различных древесных породах, %

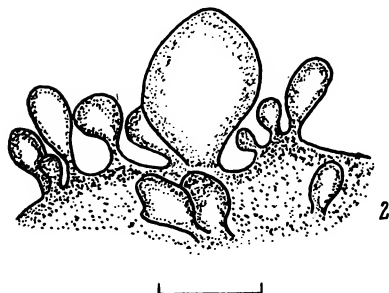
Размножение	Породы деревьев				
	осина	вяз	клен	рябина	ольха черная
Половое	1.9	—	—	—	—
Половое и вегетативное	5.9	—	—	—	—
Вегетативное	92.5	100	100	100	100
Всего исследовано слоевищ	267	35	37	11	9

ранее в литературе не указывались (см. рисунок). Обнаруженные органы вегетативного размножения встречаются в разных количественных соотношениях (табл. 2). Наиболее часто регистрируются сорали, шаровидные и цилиндрические изидии. С меньшей частотой встречаемости присутствуют чешуйковидные изидии и совсем редки коралловидные. Характер соотношения различных органов вегетативного размножения на слоевищах лобарии приблизительно одинаков для всех древесных пород. Сорали рассеяны по слоевищу и располагаются по краям лопастей, а также на ребрах. Шаровидные и цилиндрические изидии сконцентрированы по краям лопастей, ребрам и реже в трещинах корового слоя. Шаровидные изидии являются, на наш взгляд, одной из стадий прорастания цилиндрических изидий. Чешуйковидные изидии наиболее часто встречаются по краям лопастей, иногда на ребрах. Коралловидные обычно размещаются на ребрах и по краям талломов. Большинство форм изидий, выявленных нами у лобарии, вероятнее всего, имеют соредиальное происхождение. Об этом свидетельствуют их местоположения. Изидии соредиального происхождения пучками собраны в соралях на талломах. Чешуйковидные и коралловидные изидии непосредственно в соралях нами не отмечены, поэтому говорить об их соредиальной природе мы не можем.

Согласно литературным данным, изидии являются органами вегетативного размножения, а также служат для увеличения ассимиляционной поверхности лишайников. Одни авторы считают главной функцией изидий размножение, другие указывают на наиболее важную их роль в ассимиляционной деятельности лишайника (Smith, 1921, по: Окснер, 1974; Puylmaly, 1965). Однако А. Н. Окснер (1974) считает, что нельзя приписывать изидиям только какую-нибудь одну функцию.

В качестве основных факторов, вызывающих процесс изидиеобразования, отмечают недостаток света (Bitter, 1899a, Du Rietz, 1924b, по: Окснер, 1974) и повышенную влажность (Strate, 1921, по: Окснер, 1974). Леса заповедника развиваются и функционируют в условиях высокой влагообеспеченности и избыточной увлажненности территории (Карпов, Шапошников, 1983). Кроме того, характерной





Коралловидные (*1*) и чешуйковидные (*2*) формы изидий *Lobaria pulmonaria*.

Масштабная линейка — 1 мм.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение органов вегетативного размножения *Lobaria pulmonaria* для отдельных пород деревьев (в числителе — встречаемость, % от общего числа исследованных образцов; в знаменателе — встречаемость, % от общего числа обнаруженных различных органов вегетативного размножения)

Порода деревьев	Число обследованных слоевищ	Органы вегетативного размножения				
		сорали	изидии			
			шаровидные	цилиндрические	чешуйковидные	кораллловидные
Осина	262	60/29.2	58/28.0	61/29.3	26/12.4	2/1.1
Вяз	35	86/35.3	43/17.6	71/29.4	37/15.3	6/2.4
Клен	37	76/29.5	57/22.1	81/31.5	30/11.6	14/5.3
Рябина	11	73/40.0	36/20.0	55/30.0	18/10.0	—
Ольха черная	9	78/36.8	56/26.4	78/36.8	—	—

особенностью светового режима лесов заповедника является дефицит света в нижних ярусах, до которых доходит всего 12—13% лучистой энергии от фотосинтетической активности радиации открытого места (Алексеев, 1975).

Следовательно, в лесных экосистемах заповедника лобария легочная произрастает в условиях недостаточной освещенности и повышенной влажности, что, вероятно, и является причиной активных процессов изидиеобразования, многообразия обнаруженных форм изидий и большого их количества на слоевищах. По всей видимости, в популяции лобарии легочной Центрально-лесного заповедника изидии выполняют функцию вегетативного размножения, а также участвуют в ассимиляционной деятельности лишайников в условиях дефицита света.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975. 227 с.

Блюм О. Б. Сем. *Stictaceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1975. С. 197—223.

Голубкова Н. С. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.—Л., 1966. 256 с.

Истомина Н. Б. Применение лихеноиндикации в экологическом мониторинге на примере Центрально-лесного биосферного заповедника // Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Тез. докл. Всесоюз. конф. Новгород, 1990. Ч. 2. С. 84—86.

Карпов В. Г., Шапошников Е. С. Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 7—31.

Красная книга СССР. Т. 2. М., 1984. 480 с.

Красная книга РСФСР. М., 1988. 591 с.

Окснер А. Н. Морфология, систематика, географическое распространение. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Л., 1974. 284 с.

Трасс Х. Х., Толпышева Т. Ю., Мацкевич Н. В. и др. Программа изучения видов лишайников, занесенных в «Красную книгу СССР». М., 1988. 16 с.

Puymaly A. Les isidies des lichens: leur nature et leur role / Botaniste. 1965. T. 48. N 1-6. P. 237—247.

Центрально-лесной биосферный заповедник
Пос. Заповедный, Тверская обл.

Получено 28 IV 1993

SUMMARY

The pattern of *Lobaria pulmonaria* reproduction in south taiga forests of the Central Forestry biospheric reserve is described. Vegetative type of reproduction prevails. Two new forms of isidia for this lichen species are revealed.

УДК 582.293.382(571.6) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

Н. С. Голубкова

ОКЕАНИЧЕСКИЕ ВИДЫ РОДА *USNEA* (*USNEACEAE*) В ЛИХЕНОФЛОРЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА (РОССИЯ)

N. S. GOLUBKOVA. OCEANIC SPECIES OF THE GENUS *USNEA* (*USNEACEAE*) IN THE LICHEN FLORA OF THE FAR EAST (RUSSIA)

Приведены данные об ареалах 2 редких на территории России видов рода *Usnea* — *U. rubicunda* и *U. diffracta*. Из них *U. rubicunda* приводится для флоры России впервые. Обсуждаются вопросы их положения в системе рода, географического распространения на Дальнем Востоке и на земном шаре, даны оригинальные описания видов, основные синонимы. Вид *U. sublacunosa* включен в число синонимов *U. diffracta*.

Представители рода *Usnea* — в основном эпифитные лесные лишайники. Центр видового разнообразия рода расположен в тропических областях земного шара, однако флора лесной зоны Голарктики также характеризуется богатым видовым разнообразием уснеевых лишайников. Большая часть голарктических видов этого рода имеет широкие бореальные и неморальные ареалы. Эти виды встречаются в таежных и широколиственных лесах восточного и западного полушарий, произрастают в равнинных и горных лесах, особенно предпочитая влажные леса и обильные туманы.

В составе этих лишайников имеется группа видов, местообитание которых, по-видимому, связано с повышенной влажностью воздуха, о чем свидетельствуют их ареалы, ограниченные океаническими и морскими побережьями, островами. Например, в составе европейской флоры группа видов *U. cornuta* Koerb., *U. flammea* Stirt., *U. fragilescens* Havaas ex Lynge, по свидетельству швейцарского лихенолога Ph. Clerc (1987), принадлежит к эу-океаническому элементу в понимании G. Degelius (1935). Географическое распространение этих видов ограничено Атлантической Европой, за исключением отдельных редких местонахождений в Средиземноморской области. Изучение коллекций видов рода *Usnea,* собранных в различных регионах Дальнего Востока, показало, что в составе дальневосточной флоры среди представителей этого рода также имеются виды, характеризующиеся океаническими ареалами. К их числу можно отнести *U. rubicunda* Stirt. и *U. diffracta* Vain.

Следует отметить, что эти виды представляют интерес не только в географическом, но и в систематическом отношении. Они принадлежат к так называемым экзотическим группам видов, большая часть представителей которых встречается за пределами умеренных областей Голарктики. Так, *U. rubicunda* относится к секции *Setulosae* подсекции *Rubigineae* Mot. (Motyka, 1936—1938). В секции *Setulosae* насчитывается немногим более 30 видов, их распространение связано в основном с субтропическими областями земного шара. Очень немногие из видов *Setulosae* заходят в умеренные районы Европы, Азии, Северной Америки, причем здесь они обитают в теплых гумидных областях. В подсекции *Rubigineae* насчитывается всего около 10 видов. Главным отличительным признаком этих лишайников является наличие красноватого пигмента в коровом или сердцевинном слое таллома, отчего их талломы нередко приобретают красноватый оттенок. У некоторых видов лишь местами

на поверхности ветвей имеются красноватые пятна. Основное распространение видов этой подсекции связано с Центральной и Южной Африкой, Австралией, Новой Зеландией, островами Тихого и Индийского океанов, Центральной и Южной Америкой, Азией (Япония, Корея, о-в Шри-Ланка и др.). Только единичные виды этой подсекции (и среди них *U. rubicunda*) заходят в более северные регионы — в Европу, южные районы США, на Канарские и Азорские острова, в более северные районы Тихого океана.

U. diffracta относится к подсекции *Goniodes* Mot. секции *Elongatae* Mot. (Motyka, 1936—1938). В секции *Elongatae* насчитывается 57 видов, преобладающее большинство из них растет в жарких и теплоумеренных влажных районах земного шара. Лишь очень немногие представители этой группы лишайников проникают в бореальную зону Евразии и Северной Америки. В составе подсекции *Goniodes* всего 14 видов, распространенных преимущественно в тропических областях Африки, Центральной и Южной Америки, на Филиппинских о-вах и в некоторых других тропических и субтропических районах земного шара. Только отдельные виды этой группы лишайников проникают в Северную Америку (США) и в притихоокеанские районы Азии. Во флоре России эта систематическая группа лишайников представлена единственным видом *U. diffracta,* распространение которого ограничено притихоокеанскими районами Азии (Япония, Корея, Китай, о-в Тайвань, Россия: Дальний Восток).

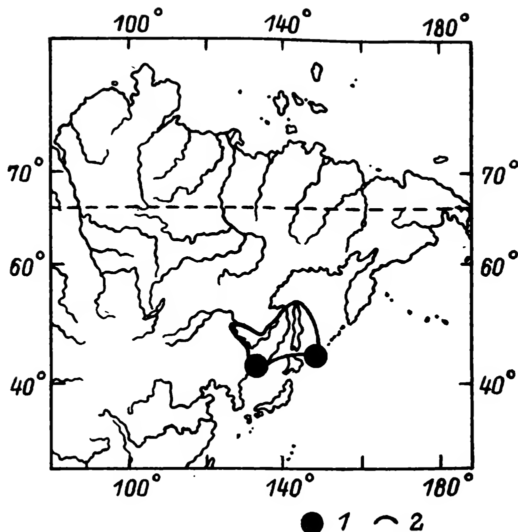
Ареал *U. rubicunda* на территории России практически до сих пор не был изучен. Единственный раз этот вид под названием *U. rubescena* Stirt.[1] приведен для флоры Лазовского заповедника (Чабаненко, 1990). О распространении *U. diffracta* на территории нашей страны имеются более обширные, хотя и разрозненные данные (Окснер, 1938; Пчелкин, 1981; Флора..., 1981; Скирина, Княжева, 1985; Микулин, 1986; Скирина, 1987; Чабаненко, 1990; Бредкина и др., 1992, и др.). Наиболее подробные сведения об экологическом и географическом ареалах содержатся в статье А. Н. Окснера (1938), где отмечено, что этот вид широко распространен в южной части Приморского края, а далее на север становится более редким.

На основании собственных сборов лишайников в районе Приморского края в 1987 и 1990 гг., изучения коллекций Биолого-почвенного института и Института географии ДВО РАН, Лазовского заповедника, гербария Ботанического института РАН и литературных данных нами впервые установлены особенности географического распространения этих видов на территории России.

В результате проведенного исследования было установлено, что ареал *U. rubicunda* в России ограничен самыми южными районами Приморского края и Курильскими о-вами (о-в Шикотан) (см. рисунок, *1*). В этих районах данный вид довольно редок, и пока известны лишь отдельные местонахождения, которые приведены далее. На основании имеющихся в нашем распоряжении материалов можно сделать заключение, что вид *U. rubicunda* может быть отнесен к эу-океаническому элементу, поскольку растет лишь на островах и на морском побережье (самая удаленная точка его местообитания от берега моря — 2 км). Ареал *U. diffracta* на территории России более обширен и охватывает Хабаровский и Приморский края, Амурскую область, Еврейскую АО, о-в Сахалин, Курильские о-ва (см. рисунок, *2*). Этот вид широко распространен в хвойных и хвойно-широколиственных лесах и наряду с *U. longissima* Ach. является одним из наиболее обычных видов рода *Usnea* на Дальнем Востоке. Он растет на коре различных пород деревьев и кустарников (ель, пихта, кедр, береза, тис, ильм, дуб, липа, ольха, бархат, рододендрон, бересклет и др.), реже обитает на валеже и мшистых скалах. Но *U. diffracta*,

---

[1] В написании таксона, по-видимому, допущена опечатка: следует читать *U. rubescens* Stirt.



Географическое распространение на территории России *Usnea rubicunda* (*1*) и *U. diffracta* (*2*).

по-видимому, следует считать субокеаническим лишайником, поскольку он не только распространяется в прибрежных районах Дальнего Востока, но и проникает на запад в глубину Азиатского материка, где известны его местонахождения в Амурской области, в бассейне р. Зея, и хр. Тукурингра (Флора..., 1981), в Еврейской АО, в районе Буреинского хр. (Окснер, 1938), в Центральном Китае.

Автор выражает глубокую благодарность С. И. Чабаненко, И. Ф. Скириной и А. Г. Микулину за предоставленные гербарные материалы и помощь во время полевых работ.

Usnea rubicunda Stirt.[2] 1881, Scott. Nat. 6 : 102. — *U. sublurida* Stirt. 1881, l. c. 6 : 102. — *U. rubrotincta* Stirt. 1881, l. c. 6 : 103. — *U. rubescens* Stirt. 1883, l. c. 7 : 76. — *U. protensa* Stirt. 1883, l. c. 7 : 76.

Таллом 6—10 см дл. и 6—10 см шир., имеет вид торчащего растопыренного кустика, реже сжатый повисающий, до 20—22 см дл., сизовато-зеленоватый, с розоватым или красноватым оттенком из-за красноватого пигмента в коровом слое, расположенного пятнами или почти сплошного по всей длине ветвей. Основание короткое или до 1 см дл., жесткое, с трещинками, бледное или зачерненное. Ветви 1.2—1.8 мм в диам., по направлению к вершинам постепенно утончающиеся, с сильно вытянутыми заостренными вершинками, цилиндрические, грубые, с неопределенными трещинками, на поверхности с многочисленными бугорками, на вершине нередко соредиозные и с изидиями. Сосочки на поверхности ветвей отсутствуют или слабо развиты. Псевдоцифеллы развиваются в виде овальных белковых пятнышек непосредственно на поверхности ветвей или на вершинках бугорков. В средней или базальной части таллома обычно многочисленны мелкие веточки и фибриллы, нередко изидиозные и потрескавшиеся, в результате чего ветви часто приобретают щетинистый вид. Изидии игольчатые, одиночные или по 3—5 в виде торчащего пучочка, развиваются прямо на поверхности ветвей или на соредиозных бугорках. В коровом слое в средней его части бесцветные гифы перемешаны

---

[2] P. James (1979) указал, что правильное номенклатурное название этого вида *U. rubicunda* Stirt., а не *U. rubiginea* (Michaux) Massal., как нередко встречается в литературе.

с красными, пигментированными. Сердцевина при действии K желтеет, затем краснеет, от P желтеет. Содержит усниновую, норстиктовую, стиктовую, констиктовую и салациновую кислоты, а также неидентифицированный красный пигмент.

Исследованные образцы. Острова Японского моря: о-в Петрова, восточный склон, хвойно-широколиственный лес, на *Pinus koraiensis*, 10 V 1987, № 61, 64, С. Чабаненко; западный берег о-ва Петрова, склон, хвойно-широколиственный лес, на *Pinus koraiensis*, 10 V 1987, № 67, 69, С. Чабаненко; залив Петра Великого, о-в Рейнике, ольховник, на *Alnus japonica*, 9 IX 1986, И. Скирина. Побережье Японского моря: Лазовский р-н, Лазовский заповедник, Поволоцкая падь, дубняк в 2 км к северу от с. Заповедного, на *Alnus japonica*, 19 X 1987, С. Чабаненко; там же, дубняк в 2 км к северу от берега Японского моря, на *Alnus japonica*, 19 X 1987, № 78, С. Чабаненко; там же, дубняк на юго-западном склоне в 2 км от берега Японского моря, на *Alnus japonica*, 19 X 1987, № 80, 82, С. Чабаненко; там же, в 2.5 км от берега Японского моря, на хребте, дубняк с кедром, на *Pinus koraiensis*, 19 X 1987, № 63, 81, С. Чабаненко; окр. г. Владивостока, в 19 км от города, хвойно-широколиственный лес, на стволе *Quercus mongolica*, 16 VII 1958, Н. Иванникова. Курильские о-ва: о-в Шикотан, заказник «Малые Курилы», на пихте сахалинской, 1986, А. Пчелкин.

На земном шаре помимо России ареал вида связан с океаническими районами Европы, Азии, с Азорскими и Канарскими островами, Восточной и Южной Африкой, Северной, Центральной и Южной Америкой, Австралией, Новой Зеландией.

Usnea diffracta Vain. 1921, Bot. Mag. Tokyo. 35 : 45. — *U. plicata* var. *annulata* Muell. Arg. 1892, Nuov. Giorn. Botan. Ital. 24 : 191. — *U. dasypoga* var. *plicata* f. *annulata* Hue. 1889, Nuov. Archiv du Museum. Ser. 4, 1 : 48. — *U. annulata* (Muell. Arg.) Tomin. 1937, Опред. куст. и лист. лиш. СССР: 229. — *U. articulata* var. *sublacunosa* Elenk. 1912, Acta Horti Petropol. 31 : 238. — *U. sublacunosa* (Elenk.) Savicz, 1936—1938, in Motyka, Lich. gen. *Usnea*: 389.

Таллом 15—70 см дл., повисающий, серовато-зеленоватый, соломенно-желтовато-зеленоватый, в нижней части слабо дихотомически разветвленный, в верхней — густо разветвленный. Основание короткое, 2—4 мм дл., или более длинное, до 7 мм дл., потрескавшееся, зачерненное у гомфа или на всем своем протяжении. Ветви 1-го порядка 0.4—1.7 мм в диам., обычно лакунозные, неопределенно ямчатые, угловатые, реже округлые, слабо лакунозные, изредка местами дихотомически ветвящиеся, повисающие, без боковых ответвлений и фибрилл. Ветви 2-го порядка 0.2—1.3 мм в диам., цилиндрические, у основания и в местах ветвления расширенные и лакунозные, ямчатые, с регулярно расположенными поперечными трещинами, ясно сегментированные благодаря беловатой кайме, окольцовывающей обе стороны трещин, в нижней части таллома слабо дихотомически ветвящиеся, в верхней — обильно дихотомически разветвленные, с темноокрашенными заостренными кончиками. Фибриллы, бугорки, сосочки, псевдоцифеллы, соредии и изидии отсутствуют. Таллом обычно стерильный, изредка развиваются апотеции. Апотеции 1—19 мм в диам., диск телесно-красноватый, розовато-коричневый до коричневого, голый, без налета. Сердцевина от K, P, C, KC не изменяется в окраске, иногда от K слабо желтеет, осевой тяж от J не изменяется в окраске, иногда слабо синеет, но вскоре реакция исчезает. Содержит усниновую, барбатовую и диффрактаевую кислоты.

Исследовано 76 образцов этого вида из гербариев Биолого-почвенного института, Института географии ДВО РАН, Ботанического института РАН, личных сборов автора статьи 1987 и 1990 гг. В результате проведенного

исследования можно сделать вывод, что ареал *U. diffracta* на территории Дальнего Востока охватывает следующие районы.

Хабаровский край: верховье р. Си, окр. пос. Мухен; левый приток р. Ханкуки (Комсомольский заповедник).

Приморский край. Тернейский р-н: долина р. Джигитовки; 71-й км дороги через хр. Дальний; перевал Моленный в 7 км юго-западнее пос. Терней; оз. Благодатное, долина р. Сухой, Сихотэ-Алинский заповедник. Дальнегорский р-н: Иманский перевал (800 м над ур. м.); гора Эльдорадо; гора Перметовая; долина р. Рудной; перевал Китовое ребро (600 м над ур. м.); гора Медвежья. Шкотовский р-н: среднее течение р. Солдатки, Артемовское водохранилище (1000 м над ур. м.); урочище Пейшула, гора Змеиная; хр. Ливадийский, гора Хуалаза. Лазовский р-н: Лазовский заповедник, бассейн р. Перекатной, ручей Каменистый; долина р. Большая Тачингауза. Партизанский р-н: Лазовский перевал (600 м над ур. м.). Район г. Владивостока: Уссурийский залив, берег п-ова Муравьева-Амурского; мыс Песчаный.

О-в Сахалин. Гора Каракульчан у ст. Заозерная.

Курильские о-ва. О-в Кунашир (Курильский заповедник).

Таким образом, бóльшая часть местонахождений *U. diffracta* находится в Приморском крае. Эта особенность в распространении *U. diffracta* на территории России подтверждается литературными данными, в основном касающимися Приморского края (Томин, 1926; Motyka, 1936—1938; Шапошникова, 1981; Чабаненко, 1984, 1990; Скирина, Княжева, 1985; Скирина, 1987, и др.). Для остальных районов Дальнего Востока имеются лишь отдельные указания о находках этого вида: в Хабаровском крае (Еленкин, 1912; Окснер, 1938; Микулин, 1986), в Еврейской АО (Окснер, 1938), на о-ве Сахалин (Окснер, 1938), на Курильских о-вах (Бредкина и др., 1992). Известное в настоящее время крайнее северо-западное местонахождение этого вида расположено в Амурской области, на хр. Тукурингра (54° с. ш., 127° в. д.) (Флора..., 1981). Пока еще трудно сделать определенное заключение о том, что на территории России по направлению к северу и западу от Приморского края этот вид становится более редким; может быть, это объясняется более слабой изученностью лихенофлоры этих регионов.

Вид *U. sublacunosa*, описанный А. А. Еленкиным (1912) по дальневосточным образцам как *U. articulata* var. *sublacunosa*, мы относим в синонимы *U. diffracta*. Изучение типового образца этого вида показало, что он совершенно идентичен гербарным образцам *U. diffracta*. Основной отличительный признак, на который Еленкин указывал при описании этого вида, — лакунозность главных ветвей таллома. Однако этот признак — лакунозность, угловатость, деформированность ветвей 1-го порядка — характерен для многих образцов *U. diffracta*. В том случае, когда ветви таллома бывают гладкими, лакунозность проявляется в несколько расширенных местах их ветвления. Более того, Y. Asahina (1956) описал форму *U. diffracta* f. *huei* Asahina, характеризующуюся вальковыми, но часто деформированными, угловатыми ветвями. Утверждение J. Motyka (1936—1938), а вслед за ним и В. П. Савича (1955), что эти виды различаются окраской апотециев (у *U. diffracta* они зеленоватые, бледно-красноватые, а у *U. sublacunosa* — рыжеватые до почти красновато-бурых), лишено основания. Прежде всего следует отметить, что типовые образцы и *U. diffracta*, и *U. sublacunosa* стерильны, а значит, данный признак не фигурировал при описании этих таксонов. Просмотр же гербарных образцов *U. diffracta* и *U. sublacunosa* показал, что окраска диска апотециев у *U. diffracta* варьирует от зеленоватой и довольно бледной розовато-коричневой до темно-коричневой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бредкина Л. И., Добрыш А. А., Макарова И. И., Титов А. Н. К флоре лишайников острова Кунашир (Курильские острова) // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 90—94.

Еленкин А. А. Список лишайников, собранных Б. А. Федченко в 1909 г. на Дальнем Востоке // Тр. Импер. Бот. Сада. СПб., 1912. Т. 31. С. 231—260.

Микулин А. Г. Лишайники // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1986. С. 71—78.

Окснер А. М. Новії маловідомі для СРСР лишайники // Журн. Інст. бот. АН УРСР. 1938. № 26-27. С. 217—227.

Пчелкин А. В. Лишайники-эпифиты некоторых лесообразующих пород Сихотэ-Алинского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1981. Т. 4. С. 86—93.

(*Савич В. П.*), *Savicz V. P.* Lichenotheca Rossica (Regionibus confinibus completa). 1954. Decas VII // Бот. матер. Отд. споровых растений. Бот. ин-та АН СССР. М.—Л., 1955. Т. 10. С. 1—5.

Скирина И. Ф. Лишайники западных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1987. 24 с.

Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1985. 39 с.

Томин М. П. Список лишайников Южно-Уссурийского края // Изв. Южно-Уссурийск. отд. Русск. геогр. о-ва. 1926. № 12. С. 211—224.

Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область) / Под ред. И. А. Губанова. М., 1981. 268 с.

Чабаненко С. И. Лихенофлора острова Петрова // Исследования природного комплекса Лазовского государственного заповедника. М., 1984. С. 5—13.

Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток, 1990. С. 167—195.

Шапошникова Н. Н. Лихеноиндикация состояния окружающей среды в районе пос. Дальнегорск // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты, 1981. С. 119—120.

Asahina Y. Lichens of Japan. Vol. III. Genus *Usnea*. Tokyo, 1956. 129 p.

Clerc Ph. Systematics of the *Usnea fragilescens* aggregate and its distribution in Scandinavia // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. N 4. P. 479—495.

Degelius G. Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Scandinavien // Acta Phytogeogr. Suec. 1935. Bd 7. S. 1—411.

James P. W. Notes on *Usnea rubiginea* and *U. rubicunda* // Lichenol. 1979. Vol. 11. Pt 3. P. 322—323.

Motyka J. Lichenum generis *Usnea* Studium monographicum. Pars systematica. Leopoli, 1936—1938. 651 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 IX 1993

SUMMARY

The data on the areas of *Usnea rubicunda* and *Usnea diffracta* (species rare for the Russia) are presented. *U. rubicunda* is cited for the first time for the flora of Russia. The problems of position of these species in the system of the genus are discussed. Original descriptions of the species, their synonyms, geographical distribution in the Far East and in the World are also presented. *Usnea sublacunosa* is considered as one of the synonyms of *U. diffracta*.

УДК 582.682 : 576.312.37

И. Н. Сафонова

КАРИОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДОВ *DICRANOSTIGMA, HYLOMECON, MACLEAYA, SANGUINARIA, STYLOPHORUM* (*CHELIDONIOIDEAE, PAPAVERACEAE*) [1]

I. N. SAFONOVA. THE KARYOTYPICAL ANALYSIS OF THE GENERA *DICRANOSTIGMA, HYLOMECON, MACLEAYA, SANGUINARIA, STYLOPHORUM* (*CHELIDONIOIDEAE, PAPAVERACEAE*)

Впервые описаны кариотипы видов *Dicranostigma leptopodum* (основное число хромосом x = = 6), *Macleaya cordata* (x = 10), *M. microcarpa* (x = 10), *Sanguinaria canadensis* (x = 9), *Hylomecon vernalis* (x = 6), *Stylophorum diphyllum* (x = 5). В результате сравнительно-кариологического исследования обнаружены существенные различия в числе и морфологии хромосом. Отмечены крупные хромосомные перестройки и гетероморфизм по спутничным хромосомам и центромерному индексу у *Dicranostigma leptopodum, Hylomecon vernalis, Stilophorum diphyllum.* Выявлено, что *Hylomecon vernalis* и *Stilophorum diphyllum* являются аллотетраплоидами. Впервые сделанное описание кариотипа *Sanguinaria canadensis* свидетельствует о возможности выделения его в самостоятельную трибу. Род *Macleaya* по кариологическим признакам сходен с родом *Bocconia* и значительно отличается от остальных родов подсемейства, что подтверждает правильность выделения этих родов в самостоятельную трибу *Bocconieae* Takhtajan.

Исследование структуры кариотипа организмов, определение основного числа хромосом, выявление формы, абсолютной и относительной величин, специфических особенностей каждой хромосомы имеют важное теоретическое и практическое значение. Сравнение морфологических признаков хромосом позволяет устанавливать филогенетические связи между растениями различных родов и видов, а также разрабатывать вопросы эволюции кариотипа отдельных родов и семейств. Особую важность приобретает кариологический анализ в связи с изучением таксономии растений.

Сем. *Papaveraceae* является интересным в систематическом отношении. Несмотря на сравнительную примитивность семейства, в нем намечены некоторые направления структурной специализации оболочек пыльцевых зерен, свойственных покрытосеменным. Решение спорных вопросов систематики маковых важно для понимания происхождения отдельных таксонов внутри семейства. Новые данные кариологических исследований представителей семейства маковых, по нашему мнению, могут помочь решению актуальных проблем деления сем. *Papaveraceae* на подсемейства и трибы.

В связи с этим морфология хромосом изученных нами родов *Dicranostigma* Hook. f. et Thoms., *Hylomecon* Maxim., *Macleaya* R. Br., *Sanguinaria* L., *Stylophorum* Nutt. представляет несомненный интерес как для изучения вопросов эволюции кариотипа и филогенетических связей в семействе, так и для уточнения систематического положения родов *Sanguinaria* и *Macleaya.*

Материал и методика

Материалом для кариологического исследования послужили растения из сборов в природе (*Hylomecon vernalis* Maxim.) и культивируемые в Ботаническом саду Ботанического института РАН (*Dicranostigma leptopodum* (Maxim.) Fedde, *Macleaya cordata* (Willd.) R. Br., *M. microcarpa* (Fedde) Fedde, *Sanguinaria canadensis* L., *Stylophorum diphyllum* (Maxim.) Nutt.).

Семена и живой материал вида *Hylomecon vernalis* были собраны В. Г. Грифом во время его научной экспедиции на Дальний Восток и любезно предоставлены автору данной работы. Кариологически вид *Macleaya microcarpa* изучен благодаря коллекции живых растений Н. С. Морозовой из группы

[1] Работа выполнена при поддержке Фонда Дж. Сороса.

иммуносистематики БИН РАН. Пользуясь случаем, приношу свою благодарность Н. С. Морозовой и В. Г. Грифу, предоставившим мне возможность исследовать редкие виды.

Для приготовления цитологических препаратов применяли стандартную цитологическую методику постоянных давленых препаратов с предварительной обработкой 0.02%-м колхицином, холодным гидролизом и окраской по Фёльгену. Морфологический тип хромосом определяли по центромерному индексу. В зависимости от величины центромерного индекса, равного отношению длины короткого плеча ко всей длине хромосомы (в %), мы различаем 6 морфологических типов хромосом: метацентрические (I^c = 50—40%), субметацентрические (I^c = 40—30%), интерцентрические (I^c = 30—20%), субакроцентрические (I^c = 20—10%), акроцентрические (I^c = 10—0%) и телоцентрические, у которых длина короткого плеча меньше толщины хромосомы (Гриф, Агапова, 1986).

Результаты

Dicranostigma. Род представлен 3 видами: *D. franchetianum* (Prain) Fedde и *D. leptopodum* распространены в Китае, *D. lactucoides* Hook. et Thoms — в Гималаях. Ранее были определены числа хромосом для



Рис. 1. Метафазные пластинки.

а — *Dicranistigma leptopodum*, 2n = 12; *б* — *Hylomecon vernalis*, 2n = 24; *в* — *Macleaya cordata*, 2n = 20; *г* — *Macleaya microcarpa*, 2n = 20. Масштабная линейка — 10 мкм.

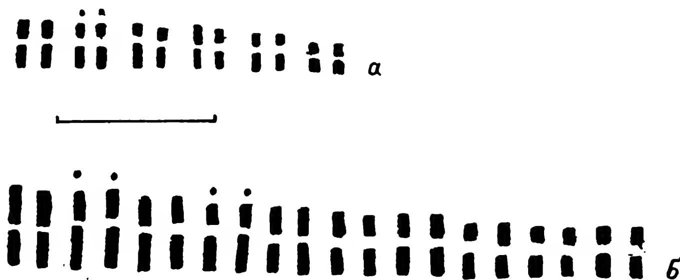


Рис. 2. Идиограммы диплоидных наборов хромосом.

а — Dicranostigma leptopodum; б — Stylophorum diphyllum. Масштабная линейка — 10 мкм.

D. franchetianum — 2n = 12 (Sugiura, 1940) и *D. leptopodum* — 2n = 12 (Ernst, 1959; Сафонова, 1988). В настоящей работе нами впервые описан кариотип *D. leptopodum* — 2n = 2x = 12 (рис. 1, *а*). В диплоидном наборе имеются 3 пары метацентрических (I, IV, V), 2 пары субметацентрических (II, III) и 1 пара гетероморфных по типу хромосом, одна из хромосом метацентрическая, другая субметацентрическая (рис. 2, *а*). Гетероморфизм наблюдается также в размерах каждой пары хромосом и значениях центромерного индекса. Длина хромосом от 2.3 до 1.1 мкм. Среди метацентрических хромосом наиболее асимметрична хромосома IVa, центромерный индекс 41.4%. Среди субметацентрических хромосом наиболее асимметрична спутничная хромосома IIa, центромерный индекс 30.3%. Спутничной является II пара хромосом. Спутник точечного типа, прикреплен к более короткому плечу. Самая маленькая хромосома набора в 2 раза короче самой длинной хромосомы набора. Общая длина хромосом диплоидного набора 22.8 мкм. Средняя длина хромосомы 1.9 мкм.

Наличие в кариотипе гетероморфных пар по длине и центромерному индексу свидетельствует о значительных хромосомных перестройках в процессе эволюции *D. leptopodum*, а также о его возможной структурной гибридности.

Hylomecon. Монотипный род. Относится к тем третичным реликтам, которые сохранились еще в лесах Восточной Азии (как и виды рода *Stylophorum*). *H. vernalis* распространен в Японии (о-в Хонсю), Северо-Восточном, Северном, Восточном и Юго-Западном Китае, Корее, России (Уссурийский край, Амурская область). Встречается в тенистых кедровых лесах на богатой и сырой перегнойной почве. Сравнительно недавно стало известно число хромосом *H. vernalis* — 2n = 24 (Пробатова, Соколовская, 1984). Нами впервые описан кариотип этого вида — 2n = 4x = 24 (рис. 1, *б*). При изучении кариотипа *H. vernalis* мы столкнулись с рядом трудностей, так как в кариотипе этого вида довольно много плохо идентифицируемых хромосом. В связи с этим мы разбили хромосомный набор на 4 класса по центромерному индексу: 1) 8 метацентрических хромосом дл. от 5.4 до 2.8 мкм; 2) 4 субметацентрические хромосомы дл. от 6.2 до 4.3 мкм; 3) 8 интерцентрических хромосом дл. от 6.6 до 2.8 мкм; 4) 4 субакроцентрические хромосомы дл. от 6.5 до 5.3 мкм. Спутничными являются: метацентрическая хромосома дл. 5.3 мкм с центромерным индексом 42.3%; субметацентрическая хромосома дл. 6.1 мкм с центромерным индексом 34.7%; 2 интерцентрические хромосомы дл. 5.5 и 5.3 мкм с центромерными индексами 26.9 и 26.8% соответственно; субакроцентрическая хромосома дл. 6.5 мкм с центромерным индексом 16.1%. Мы отказались от построения идиограммы, так как небольшие различия по длине хромосом соседних классов, трасгрессия их длины, а также модификационная и интеркариотипическая изменчивость могли бы стать источником ошибок при составлении идиограммы этого тетраплоида. Самая маленькая хромосома набора в 2.8 раза короче самой длинной хромосомы набора. Общая длина

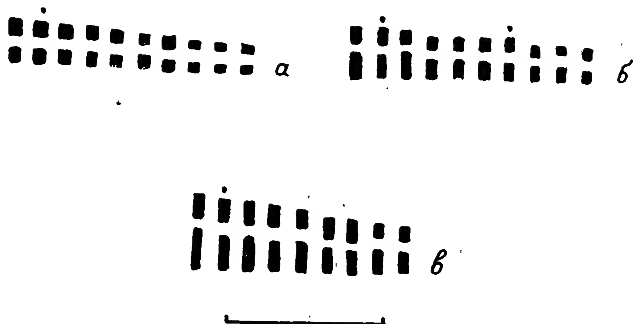


Рис. 3. Идиограммы гаплоидных наборов хромосом.

а — *Macleaya cordata*; *б* — *Macleaya microcarpa*; *в* — *Sanguinaria canadensis*. Масштабная линейка — 10 мкм.

хромосом тетраплоидного набора 118.6 мкм. Средняя длина хромосомы 4.9 мкм. По нашему мнению, кратность числа метацентрических, субметацентрических, интерцентрических и акроцентрических хромосом 4 дает нам основание предположить, что *H. vernalis* является тетраплоидом, произошедшим от гипотетических форм с x = 6. Все хромосомы набора *H. vernalis* плохо идентифицируются, что, вероятно, связано с тем, что *H. vernalis* является аллотетраплоидом.

Macleaya. Род включает в себя 2 вида — *M. cordata* и *M. microcarpa*; оба представлены в Центральном Китае, *M. cordata* встречается, кроме того, в Японии. Ранее для них были изучены числа хромосом: *M. cordata* — 2n = = 20 (Sugiura, 1936, 1937; Ernst, 1959; Сафонова, 1988), *M. microcarpa* — 2n = = 20 (Sugiura, 1937; Bowden, 1940; Сафонова, 1988). Нами впервые описаны кариотипы данных видов.

M. cordata — 2n = 2x = 20 (рис. 1, *в*). В диплоидном наборе имеется 10 пар метацентрических хромосом (рис. 3, *а*). По длине хорошо различаются I и X пары хромосом. Все остальные пары хромосом трудноразличимы. Длина хромосом от 2.1 до 1.3 мкм. Самая маленькая хромосома набора в 1.6 раза короче самой длинной хромосомы набора. Спутничные хромосомы метацентрические (II), спутники точечного типа. Общая длина хромосом диплоидного набора 37 мкм. Средняя длина каждой хромосомы набора 1.7 мкм.

M. microcarpa — 2n = 2x = 20 (рис. 1, *г*). В диплоидном наборе имеются 7 пар метацентрических и 3 пары субметацентрических хромосом (рис. 3, *б*). По длине и центромерному индексу можно идентифицировать 6 пар хромосом. Неразличимы хромосомы V и VI, а также VIII и IX пар. Длина хромосом от 2.3 до 1.4 мкм. Самая маленькая хромосома набора в 1.6 раза короче самой длинной хромосомы набора. Спутничные хромосомы метацентрические (II, VII), центромерный индекс хромосомы II 42.3, а хромосомы VII — 47.6%. Спутник точечного типа прикреплен к более короткому плечу. Общая длина хромосом диплоидного набора 36.8 мкм. Средняя длина каждой хромосомы 1.8 мкм.

Оба вида имеют одинаковые основное x = 10 и соматическое 2n = 20 числа хромосом. Хромосомы мелкие, от 2.3 до 1.2 мкм. Общая длина хромосом диплоидного набора каждого из видов одинакова и составляет 37.0 мкм. Кариотипы того и другого видов симметричны, представлены метацентрическими и субметацентрическими (для *M. microcarpa*) хромосомами. Спутничные хромосомы метацентрические.

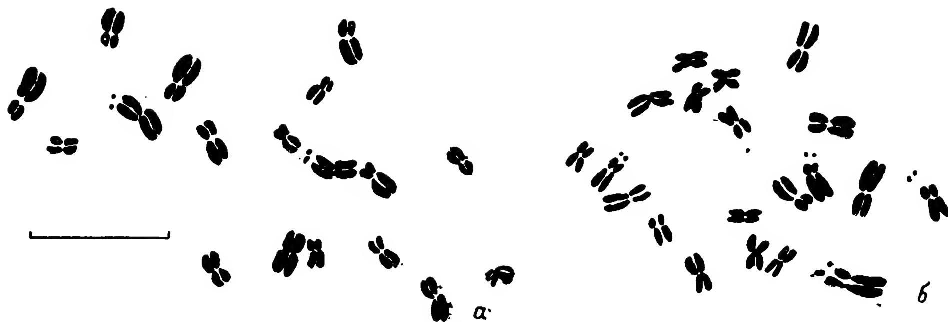


Рис. 4. Метафазные пластинки.

а — *Sanguinaria canadensis*, 2n = 18; *б* — *Stylophorum diphyllum*, 2n = 20. Масштабная линейка — 10 мкм.

Sanguinaria. Монотипный род *S. canadensis*, распространенный на атлантическом побережье Северной Америки, имеет число хромосом, редко встречающееся у представителей семейства маковых, 2n = 18. Оно было впервые определено W. Ernst (1962) и подтверждено нами (Сафонова, 1991). Кариотип *S. canadensis* описан нами впервые — 2n = 2x = 18 (рис. 4, *а*). В диплоидном наборе имеются 5 пар метацентрических (II—IV, VII) и 4 пары субметацентрических (I, V, VIII, IX) хромосом (рис. 3, *в*). Длина хромосом от 3.9 до 2.1 мкм, самая маленькая хромосома является субметацентрической, она в 1.9 раза короче самой длинной хромосомы набора. Изменения величины хромосом от пары к паре очень незначительны. Спутничные хромосомы метацентрические (II), с центромерным индексом 44.9%. Спутник точечного типа, прикреплен к более короткому плечу. Общая длина хромосомы диплоидного набора 53.8 мкм. Средняя длина каждой хромосомы 2.93 мкм. В кариотипе преобладают метацентрические хромосомы.

Stylophorum. Род имеет 2 вида в Восточной Азии: *S. sutchuense* (Franch) Fedde в Центральном Китае (провинция Сычуань и южная часть провинции Шаньси), *S. lasiocarpum* (Oliv.) Fedde в Центральном и Восточном Китае (провинции Хубей, Сычуань), а также 1 вид *S. diphyllum* в приатлантической части Северной Америки. Распространение разных видов одного и того же рода в Восточной Азии, с одной стороны, и в восточной приатлантической части Северной Америки — с другой при отсутствии представителей данного рода в западной части Северной Америки известно уже давно. Еще Asa Gray и A. Engler (Engler, 1879) высказали мнение, что такие виды являются реликтами третичной флоры, сохранившимися в Восточной Азии и атлантических районах США. Реликты этой категории — растения тенистых лесов. Именно в таких местообитаниях и распространен *S. diphyllum*. Из этих 3 видов число хромосом определено только у *S. diphyllum* — 2n = 20 (Ernst, 1962; Сафонова, 1991). Нами впервые изучен кариотип этого вида — 2n = 4x = = 20 (рис. 4, *б*). Хромосомы тетраплоидного набора разделены нами по следующим гомологическим группам: 4 пары метацентрических (I, V, VI, VIII), 4 пары субметацентрических (III, VII, IX, X), 2 пары интерцентрических (II, IV) хромосом (рис. 2, *б*). Длина хромосом от 5.5 до 1.8 мкм. Все 4 интерцентрические хромосомы набора спутничные. Спутники точечного типа, прикреплены к короткому плечу. Самая маленькая хромосома набора в 3.1 раза короче самой длинной хромосомы набора. Общая длина хромосом тетраплоидного набора 60.9 мкм. Средняя длина хромосомы 2.5 мкм.

Наличие в кариотипе *S. diphyllum* 4 спутничных хромосом, а также кратность метацентрических и субметацентрических хромосом 4 дают нам основание предположить, что *S. diphyllum* является тетраплоидом. Однако гомо-

логию хромосом установить трудно, так как все они различаются по величине и положению центромеры, следовательно, можно предположить, что *S. diphyllum* — аллотетраплоид. Но установить родительские формы невозможно, так как род *Stylophorum* морфологически обособлен и все его представители являются третичными реликтами.

Обсуждение

Из приведенных кариотипических данных следует, что подсем. *Chelidonioideae* характеризуется большим разнообразием основных чисел хромосом — x = 5, 6, 9, 10. Кроме того, все монотипные и олиготипные роды этого подсемейства очень сильно различаются по морфологии хромосом и поэтому едва ли являются близкородственными. Вероятно, они имеют независимое происхождение.

Среди представителей подсемейства имеются роды, включающие в себя только диплоидные (*Dicranostigma, Macleaya, Sanguinaria*) или только полиплоидные виды (*Hylomecon, Stylophorum*). *Hylomecon vernalis* (эндемик Восточной Азии) и *Stylophorum diphyllum* (эндемик восточной части США), по-видимому, принадлежат к третичной флоре. Возможно, эти виды имеют общее происхождение, так как сходные кариологические черты объединяют их в одну кариологическую группу. Не исключено, что виды *Hylomecon vernalis* и *Stylophorum diphyllum*, как и многие другие группы растений (Ehrendorfer, 1951, 1964; Bell, 1954; Stebbins, 1971; Грант, 1984), представляют собой остатки древнего полиплоидного комплекса, давшего начало обширному многообразию семейства.

Общее основное число хромосом x = 6 для родов *Hylomecon* и *Dicranostigma*, несомненно, указывает на филогенетическую связь этих родов между собой.

Соматическое число хромосом 2n = 18 является очень редким не только для подсем. *Chelidonioideae*, но и для всего семейства маковых. Оно было определено только для видов *Sanguinaria canadensis* (Ernst, 1962) и *Eomecon chionantha* Hance (Ratter, 1967), что позволяет предположить возможность объединения этих 2 монотипных родов в самостоятельную трибу.

Проведя анализ кариотипов *Macleaya cordata* (2n = 20) и *M. microcarpa* (2n = 20), мы подтвердили тот факт, что эти виды не являются тетраплоидами, следовательно, основное число хромосом олиготипного рода *Macleaya* x = 10. Этот род, а также род *Bocconia* L., виды которого имеют соматическое число хромосом 2n = 20, 40 (Sugiura, 1937; Ernst, 1962), являются анемофильными представителями в этом подсемействе, что особо выделяет данную группу родов среди энтомофильных представителей подсемейства. Поскольку основное число хромосом в роде *Bocconia* тоже x = 10, это позволяет нам подтвердить, что эти 2 рода можно выделить в самостоятельную трибу *Bocconieae* подсем. *Chelidonioideae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Гриф В. Г., Агапова Н. Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 550—553.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом представителей семейств *Butomaceae, Papaveraceae, Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 410—412.

Сафонова И. Н. Числа хромосом некоторых представителей сем. *Papaveraceae* // Бот. журн. 1988. Т. 70. № 5. С. 741.

Сафонова И. Н. Числа хромосом некоторых видов сем. *Papaveraceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 904—905.

Bell C. R. The *Sanicula crassicaulis* complex (*Umbelliferae*); a study of variation and polyploidy // Univ. Calif. Publ. Bot. 1954. Vol. 27. P. 133—230.

Bowden W. M. Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationship in the flowering plants // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 6. P. 357—371.

Ehrendorfer F. Zur Phylogenie der Gattung *Galium* L. I. Polyploidie und geographisch-ökologische Einheiten in der Gruppe des *Calium pumilum* Murray (Sect. *Leptogalium* Lange sensu Rouy) im österreichischen Alpenraum // Österr. Bot. Zeitschr. 1951. Vol. 96. P. 109—138.

Ehrendorfer F. Cytologie, Taxonomier and Evolution bei Samenpflanzen // Vistas in Botany. 1964. Vol. 4. P. 99—186.

Engler A. Araceae // De Candolle. Alph. et Casim. Monographiae Phanerogamarum. Paris, 1879. Vol. 2. P. 681.

Ernst W. R. Chromosome numbers of some *Papaveraceae* // Contr. Dudley. Herb. 1959. Vol. 5. N 5. P. 137—139.

Ernst W. R. The genera of *Papaveraceae* and *Fumariaceae* in the south-eastern United States // J. Arnold Arbor. 1962. Vol. 3. N 5. P. 315—343.

Ratter J. A. The chromosome number of *Eomecon chionantha* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1967. Vol. 27. N 3. P. 257.

Stebbins G. L. Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971. 365 p.

Sugiura T. A list of chromosome numbers in angiospermous plants. II // Proc. Imp. Acad. Tokyo. 1936. Vol. 12. N 5. P. 144—146.

Sugiura T. A list of chromosome numbers in angiospermous plants. IV // Proc. Imp. Acad. Tokyo. 1937. Vol. 13. N 10. P. 430.

Sugiura T. Studies on the chromosome numbers in higher plants. IV // Cytologia. 1940. Vol. 10. N 3. P. 324—333.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VIII 1993

SUMMARY

The karyotypes of *Dicranostigma leptopodum, Macleaya cordata, M. microcarpa, Sanguinaria canadensis, Hylomecon vernalis, Stylophorum diphyllum* are described for the first time. Essential distinctions in the number and morphology of the chromosomes are revealed. The caryotype of *Sanguinaria canadensis* (x ≐ 9) shows that this species may constitute an independent tribe. *Macleaya* (x = 10) is similar to *Bocconia* and differs from the other genera of subfamily. These two genera should be considered to form a individual tribe.

УДК 58.035 : 581.135.51

Т. К. Кашина, А. Л. Шаварда

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА СОДЕРЖАНИЕ ЭФИРНОГО МАСЛА В НАДЗЕМНЫХ ЧАСТЯХ ЦЕЛОГО РАСТЕНИЯ И ИЗОЛИРОВАННЫХ ПЕЛЬТАТНЫХ ЖЕЛЕЗКАХ *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*)

T. K. KASHINA, A. L. SHAVARDA. THE IMPACT OF PHOTOPERIOD ON THE ESSENTIAL OIL COMPOSITION AND CONTENT IN OVERGROUND PARTS OF THE WHOLE PLANT AND IN ISOLATED PELTATE GLANDS OF *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*)

Установлено, что эфирные масла в надземных частях вегетирующих (при непрерывном освещении) и цветущих (при переводе на короткий день) растений периллы сходны по своему составу. Существенные различия наблюдаются только в количестве масла: в первом случае оно значительно больше, чем во втором. Состав эфирного масла, собранного капилляром из пельтатных железок, аналогичен полученному из надземной части растения. Это позволяет рассматривать

пельтатные железки как специализированные терпеноидогенные образования, от количества и направленности метаболизма которых зависит выход эфирного масла периллы.

Perilla frutescens (L.) Britt. (=*P. ocymoides* L.) — растение, богатое маслами — жирными, накапливающимися в семенах (Любарский, 1926, 1927; Иванов, 1931), и эфирными, содержащимися во всей надземной части растения (Guenther, 1949; Рушковский, 1967; Вехов и др., 1978).

Семена периллы содержат около 50% перилловою масла, основной частью которого являются жирные кислоты, причем наибольший процент от их суммы составляет ненасыщенная линоленовая кислота (Рушковский, 1967).

Синтез жирных кислот начинается в хлоропластах и завершается в цитозоле (Stumpf, 1982), а синтез эфирных масел происходит в агранулярном эндоплазматическом ретикулуме, пластидах, митохондриях и в гиалоплазме специализированных образований — пельтатных железок (Васильев, 1977; Fahn, 1979).

По способности к высыханию перилловое масло превосходит льняное и приближается к непревзойденному по этому качеству тунговому маслу. На скорость высыхания жирного масла периллы, видимо, влияют и примеси эфирного масла. Перилловое масло используется в технике (для изготовления лаков и красок), в медицине (для лечения проказы) и в пищевой промышленности (Guenther, 1949; Рушковский, 1967).

Родина периллы — Гималаи, где она до сих пор встречается на высоте 300—3050 м над ур. м. (Вульф, Макеева, 1969).

В странах Восточной Азии периллу возделывают с давних пор как огородную культуру. Ею обсеивают рисовые и гаоляновые поля для защиты от потравы животными, так как пахучие эфирные масла, содержащиеся в перилле, отпугивают их (Минкевич, Борковский, 1955). Ко времени репродукции растения периллы начинают издавать сильный лимонный запах. В Китае, Корее и Японии листья периллы используют для приготовления экзотических столовых соусов (приправ) и кондитерских изделий (Guenther, 1949).

В России наиболее старым районом возделывания периллы является Дальний Восток, где ее посевы известны с 1883 г. (Захаркин, 1939; Бахтеев, 1960). На Дальневосточной опытной станции Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в 1934 г. методом многократного индивидуального отбора из местных корейско-китайских разновидностей был выведен сорт периллы масличной «Новинка» (Бабурина, 1941), на котором и проведена эта работа.

Наш интерес к перилле вызван ее очень четкой фотопериодической реакцией, начало изучения которой положили еще W. Garner и H. Allard. Перилла является классическим никтофильным растением, которое при непрерывном освещении (НО) только растет, а после перевода на короткий день (КД) через 1 мес зацветает (Мошков, 1961).

Цель этой работы — определение количества и состава эфирного масла в надземных частях вегетирующих (при НО) и цветущих (при КД) растений периллы и в их пельтатных железках.

Методика

Периллу выращивали в 1985—1986 гг. в лаборатории светофизиологии Агрофизического НИИ (АФИ) в установках с люминесцентными лампами ЛБ-80 при освещенности 6—11 тыс. лк в двух световых режимах — при НО и 8-часовом коротком дне. Для выделения масла из надземной части растений было поставлено 3 опыта. В конце опытов растения были в возрасте 2—3 мес, высотой 23—52 см, с 9—12 ярусами листьев и либо продолжали расти (при НО), либо зацветали (при КД). Более подробные сведения даны в таблице. В каждом варианте опыта было взято примерно по 100 растений.

Количество эфирного масла, полученного из надземной части вегетирующих и цветущих растений периллы масличной

№ опыта	Время проведения опыта	Фотопериоды	Характеристика растений				Сырая масса растений, г	Эфирное масло, мг	Затрата сырой массы на получение 1 мг масла, г.
			фаза онтогенеза	возраст, сут	высота, см	число ярусов листьев			
1	24 I—19 III 1985	НО	Вегетация	55	23	10	3000	1800	1.7
2	9 X 1985—10 I 1986	НО (52 сут) + КД (38 сут)	Цветение	90	52	10	3000	300	10.0
3	10 III—26 V 1986	НО	Вегетация	76	50	11—12	2550	1500	1.7
	10 III—22 V 1986	НО (42 сут) + КД (30 сут)	Цветение	72	40	9—10	2350	150	15.6

Срезанные растения в полиэтиленовых пакетах и картонных коробках отвозили в лабораторию химии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), где и проводились выделение масла и определение его состава. Из надземных частей растений эфирное масло выделяли методом гидродистилляции, по Гинзбургу. Изучали состав эфирного масла с помощью капиллярной газовой хроматографии. Использовали стеклянные колонки длиной 50 м с силиконом SE-52 в качестве неподвижной фазы. Рабочие условия: газ-носитель — гелий, $P_{вх} \cdot 1$ атм, сброс 1/50, температура термостата программировалась от 50 до 200 °С со скоростью 2° в минуту. Для идентификации некоторые компоненты были выделены с помощью препаративной хроматографии на колонке с 20% ПЭГ 40 м, и далее снимался их ИК-спектр.

Для выделения масла из пельтатных железок периллу выращивали с 15 апреля по 5 июля 1985 г. в тех же установках с люминесцентными лампами и при тех же световых режимах — НО и КД.

Выделение железок (или масла из них) проводили под стереоскопическим микроскопом МБС-9 (бинокулярной лупой) без микроманипулятора при увеличении 14 × 2 по методу Г. А. Денисовой (1969), с помощью стеклянных капилляров с оттянутыми над пламенем спиртовки кончиками. Для сбора брали свежий, только что срезанный лист и помещали его на стекло под бинокуляр. Кончики капилляров вместе с собранным маслом или содержимым железок обламывали в сосуд с растворителем — четыреххлористым углеродом (CCl_4). Эту операцию проводили в течение 7—14 дней, чтобы в сосуде с растворителем накопилось достаточное для анализа количество масла.

Результаты

Результаты опытов сведены в таблицу, в которой даны характеристика растений периллы к моменту выделения из них эфирного масла, количество сырой массы, полученной в одном варианте опыта, общее количество полученного масла и выход масла на единицу измерения.

Как видно из таблицы, в каждой повторности опыта выход масла из вегетирующих растений периллы в 6—9 раз больше, чем из цветущих.

Судя по хроматограммам, состав масла, выделенного из надземных частей растений периллы при НО и КД, оказался сходным. Главным компонентом, составляющим 80% этого масла, является фураноидный монотерпеновый кетон, структура которого еще требует уточнения.

Прежде чем перейти к результатам второй части работы — выделения железок периллы и определения состава в них масла — остановимся вкратце на их строении, подробно описанном ранее (Данилова, Кашина, 1987).

Пельтатная железка периллы (см. рисунок) состоит из базальной клетки, встроенной в эпидерму, ножки и железистой головки, число клеток в которой варьирует от 8 до 13. Сразу после образования головка пельтатной железки напоминает по форме вазочку или чашу диаметром около 80 мкм. Позже по мере накопления масла кутикула приподнимается над клетками. При поранении кутикулы из субкутикулярной полости вытекает масло желтого цвета разной интенсивности — от светло-желтого до ярко-оранжевого. У железки с неповрежденной кутикулой выделения масла не наблюдалось. Объем же субкутикулярной полости железки сильно варьирует, вследствие чего кутикула то куполообразно возвышается над клетками головки, то почти прилегает к ним.

У периллы пельтатные железки покрывают бо́льшую часть надземных органов — стебли, листья, чашелистики и лепестки. Их заложение начинается очень рано в онтогенезе листа: они видны уже на самых молодых листовых зачатках, а прекращается вскоре после выхода листа из почки. В связи с этим плотность распределения пельтатных железок на единицу площади бывает максимальной в зачаточных и очень молодых листьях. Пельтатные железки встречаются на обеих сторонах листа периллы, однако на адаксиальной они располагаются только по жилкам, а на абаксиальной — и между ними, причем в этом случае от базальной клетки железки клетки эпидермы всегда расходятся радиально. Эти радиальные клетки могут образовывать кратер, на дне которого оказывается железка. Пельтатные железки могут сохраняться в течение всей жизни растения и видны даже на только что опавших совершенно желтых листьях.

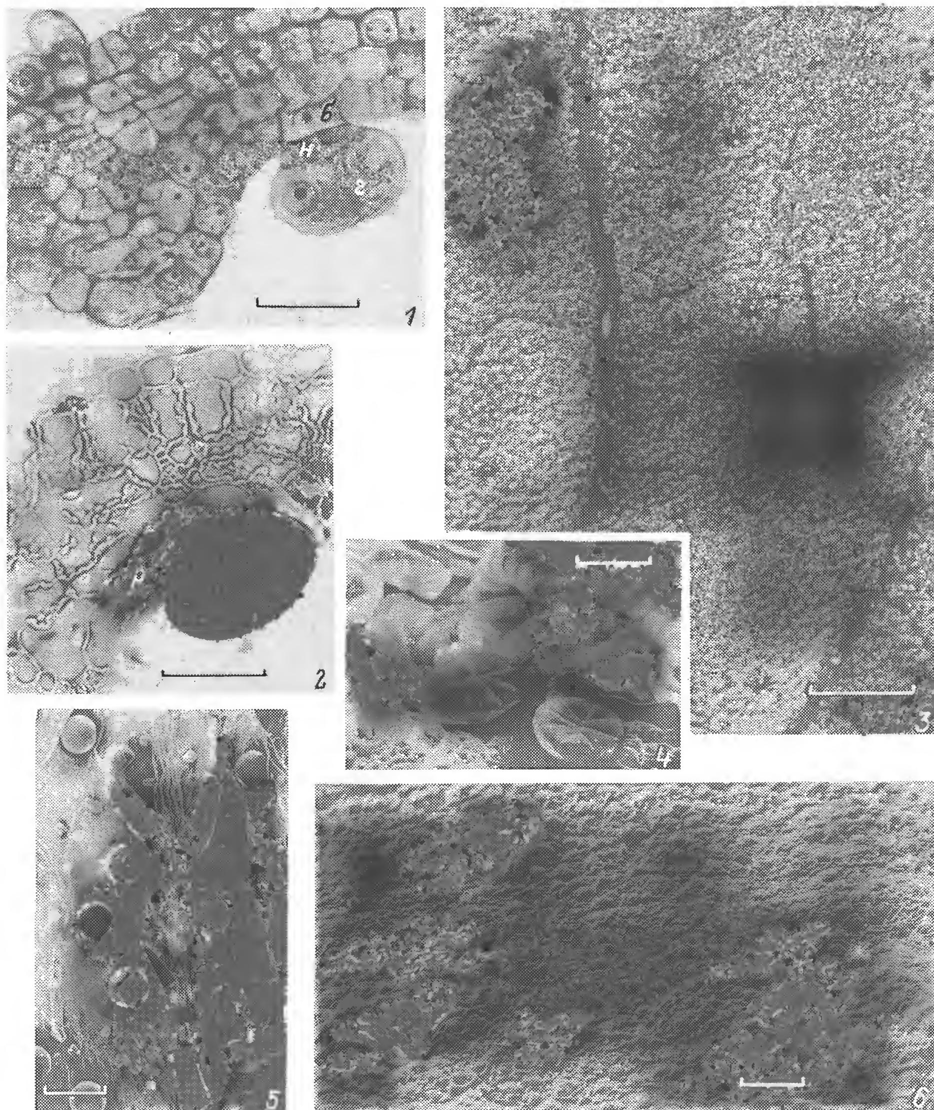
Сбор капиллярами пельтатных железок (или масла из них) с вегетирующих растений периллы (в возрасте 70—80 дней, высотой 63—106 см, с 14—18 ярусами листьев) проводился в течение 7 дней.

С цветущих растений периллы (в возрасте 80—110 дней, высотой 43—47 см, с 10—11 ярусами листьев) сбор железок проводился вдвое дольше, так как сразу стало ясно, что масла в них меньше. Однако, несмотря на удлинение срока сбора, масла, собранного с железок КД-варианта, не хватило для проведения анализа, а масла, собранного с железок растений, находившихся при НО, оказалось достаточно.

Хроматограмма экстракта, полученного из изолированных железок периллы (при НО), в основном сходна с хроматограммой экстракта, полученного из надземной части растений. Главным компонентом эфирного масла пельтатных железок периллы является фураноидный монотерпеновый кетон. Это дает основание рассматривать пельтатную железку как специализированное терпеноидогенное образование, ответственное за синтез эфирного масла всего растения.

Обсуждение результатов

В монографии E. Guenther (1949), посвященной эфирным маслам губоцветных, дана подробная характеристика масел периллы, мировым экспортером которых является Япония. У большинства видов периллы главным (40—55%) и наиболее характерным составляющим компонентом коммерческого масла является перилловый альдегид. Оксим этого альдегида — перилартин — имеет очень сладкий вкус: он в 200 раз слаще сахарозы. Его используют в Японии для подслащивания табака и в качестве заменителя лакрицы, сиропа и меда (Morris, 1976).



Пельтатные железки *Perilla ocymoides*.

1 — поперечный срез листового зачатка с формирующейся пельтатной железкой (НО); *2* — поперечный срез пластинки крупного листа со зрелой пельтатной железкой (НО); фиксация глутаровым альдегидом с последующей фиксацией OsO_4 без дополнительной окраски (бросается в глаза повышенная электронная плотность железистых клеток головки и субкутикулярной полости, заполненной эфирным маслом); *3* — пельтатные железки in vivo на абаксиальной поверхности крупного пожелтевшего листа; *4* — зачаток прицветника (КД); формирующиеся на его абаксиальной поверхности пельтатные железки отстоят друг от друга на расстоянии, как правило, не превышающем их диаметра, т. е. почти касаются друг друга; *5* — молодой лист (13-й ярус, 1.6 см, НО); формирующиеся на его абаксиальной поверхности пельтатные железки отстоят друг от друга на расстоянии около одного-двух диаметров железки; *6* — пожелтевший лист (7-й ярус, 11.5 см, НО); зрелые пельтатные железки отстоят друг от друга на расстоянии, равном нескольким диаметрам железок; видно заглубленное положение 3 железок, у одной из которых (слева) при электронно-микроскопической обработке произошел разрыв кутикулы. *б* — базальная клетка, *г* — железистые клетки головки, *н* — ножка, *р* — радиальная (кратерная) клетка эпидермы. *1—3* — СМ; *4—6* — СЭМ. Масштабная линейка: *1, 2, 4* — 50 мкм; *3* — 0.5 мм; *5, 6* — 100 мкм.

Однако есть виды периллы, дающие совсем другое эфирное масло, основным составляющим компонентом которого является перилловый кетон (Guenther, 1949). Судя по полученным хроматограммам, перилла масличная сорта «Новинка» ближе к этим видам.

Фотопериод, как показано в нашей работе, не влияет на состав эфирного масла периллы, во всяком случае основным компонентом его и при НО, и при КД является одно и то же соединение — фураноидный монотерпеновый кетон. Но на количество образуемого растениями масла фотопериод влияет и очень существенно. Как видно из таблицы, выход эфирного масла из надземной части растений периллы при НО почти на порядок выше, чем при КД. Та же закономерность наблюдается и при сборе масла из изолированных железок. При НО субкутикулярные полости пельтатных железок, содержащие масло, как правило, были очень большими, куполообразными, а при КД — небольшими: кутикула почти прилегала к железистым клеткам головки. В результате 7-дневного сбора железок с периллы, выросшей при НО, хватило для определения состава их масла, а 14-дневного сбора с растений при КД оказалось для анализа недостаточно.

Чем же объясняется такое различие в выходе масла периллы при НО и КД?

Поскольку пельтатные железки — специализированные терпеноидогенные образования листа периллы, колебания в выходе масла должны быть связаны с количеством и метаболизмом этих образований.

Пельтатные железки периллы очень сходны по морфологии с аналогичными образованиями мяты (Amelunxen, 1965), сальвии (Schnepf, 1972; Venkatachalam et al., 1984), душицы (Bosabalidis, Tsekos, 1982), чабреца (Bruni, Modenesi, 1983), монарды (Heinrich, 1973; Heinrich et al., 1983) и некоторых других губоцветных.

Несомненной функцией пельтатных железок является синтез и секреция эфирных масел (Amelunxen et al., 1969; Schnepf, 1972; Heinrich et al., 1983; Venkatachalam et al., 1984), что подтверждается также и данными этой работы.

Наряду с этим А. Е. Васильев (1977) предположил, что синтез эфирных масел в наружных трихомах растений может быть не главной их функцией, а лишь шумом при производстве стероидных гормонов, так как оба этих соединения образуются в одной и той же органелле — агранулярном эндоплазматическом ретикулуме, который в животных тканях ответствен за выработку стероидных гормонов. Это положение Васильева было развито М. Ф. Даниловой и Т. К. Кашиной (1987), утверждающими, что функция синтеза и выделения пельтатной железкой периллы эфирных масел является не единственной и даже не самой главной для нее. Ведущей функцией пельтатной железки может оказаться выработка стимула цветения — стероидного гормона и его возможного предшественника — гиббереллина. Поскольку эти три соединения — монотерпены эфирного масла, стероидные гормоны и гиббереллины — возникают из общего источника — мевалоновой кислоты, возможен антагонизм между ними. На свету процессы идут преимущественно по пути образования эфирных масел и гиббереллинов, а в темноте — стероидных гормонов — эстрагенов. Такова одна из основных причин, из-за которой выход эфирного масла в растениях периллы при КД значительно ниже, чем при НО.

Вместе с тем больший выход эфирного масла из надземных частей растений периллы при НО может быть связан и с постоянным новообразованием в этом варианте молодых листьев, отличающихся наибольшей плотностью распределения пельтатных железок на единицу площади. При КД у периллы образование листьев прекращается и начинается закладка соцветий. При образовании соцветий периллы тоже появляются пельтатные железки на прицветниках, чашелистиках и лепестках, но общее их количество все же значительно

меньше, чем при НО. Следовательно, меньше должно быть и масла в этом варианте.

Выводы

1. Качественный состав эфирного масла надземной части вегетирующих (при НО) и цветущих (при КД) растений периллы масличной сорта «Новинка» оказался сходным: в обоих вариантах главным компонентом его является фураноидный монотерпеновый кетон.

2. Состав эфирного масла, собранного капиллярами из пельтатных железок периллы (при НО), оказался таким же, как и полученный из надземной части растения. Это дает основание рассматривать пельтатные железки как специализированные терпеноидогенные образования периллы масличной, от количества и направленности метаболизма которых зависит выход эфирного масла всего растения.

3. Количество эфирного масла, выделенное из растений периллы, выросших при разных фотопериодах, существенно различалось: при НО выход масла был почти на порядок больше, чем при КД. Уменьшение выхода эфирного масла при КД может быть связано с отвлечением метаболизма пельтатных железок на выработку стероидных гормонов (в темноте) и с уменьшением новообразования самих пельтатных железок в этом варианте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабурина А. А. Семейство Губоцветных. Перилла // Культурная флора СССР. Т. 7. М.—Л., 1941. С. 313—327.

Бахтеев Ф. Х. Очерки по истории и географии важнейших культурных растений. М., 1960. С. 232—235.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.

Вехов В. Н., Губанов И. А., Лебедева Г. Ф. Культурные растения СССР. М., 1978. 336 с.

Вульф Е. В., Макеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Л., 1969. 371 с.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Ультраструктура железистых чешуек *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) в связи с их возможным участием в синтезе стероидных гормонов и гибберелинов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 427—435.

Денисова Г. А. Методика извлечения секрета из эфирномасличных растений // Раст. ресурсы. 1969. Т. 5. Вып. 3. С. 458—463.

Захаркин Ф. Г. Перилла в Приморском крае. Хабаровск, 1939. 44 с.

Иванов С. Л. Природа жирных масел сем. Губоцветных и их техническая пригодность // 25 лет педагогической и общественной работы акад. Б. А. Келлера. Воронеж, 1931. С. 113—124.

Любарский Е. Приморское перилловое масло // Маслобойно-жировое дело. 1926. № 4-5. С. 10—12.

Любарский Е. О некоторых технических свойствах сузового масла // Маслобойно-жировое дело. 1927. № 9-10. С. 26—28.

Минкевич И. А., Борковский В. Е. Масличные культуры. М., 1955. С. 32—33.

Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. М.—Л., 1961. 318 с.

Рушковский С. В. Биология и биохимия периллы // Биохимия и физиология масличных растений. Вып. 2. Майкоп, 1967. С. 15—28.

Amelunxen F. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Drüsenschuppen von *Mentha piperita* L. // Planta Medica. 1965. Bd 13. H. 4. S. 457—473.

Amelunxen F., Wahlig T., Arbeiter H. Über den Nachweis des ätherischen Öls in isolierten Drüsenhaaren und Drüsenschuppen von *Mentha piperita* L. // Planta Medica. 1969. Bd 61. H. 1. S. 68—72.

Bosabalidis A., Tsekos I. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. // Planta. 1982. Vol. 156. N 6. P. 496—504.

Bruni A., Modenesi P. Development, oil storage and dehiscence of peltate trichomes in *Thymus vulgaris* (*Lamiaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 245—251.
Fahn A. Secretory tissues in plants. London, 1979. P. 162—164.
Guenther E. The essential oils. Vol. 3. Individual essential oils of the plant families *Rutaceae* and *Labiatae*. Toronto—N. Y.—London, 1949. P. 687—691.
Heinrich G. Entwicklung, Feinbau und Ölgehalt der Drüsenschuppen von *Monarda fistulosa* // Planta Medica. 1973. Bd 23. H. 2. S. 154—166.
Heinrich G., Schultze W., Pfab I., Böttger M. The site of essential oil biosynthesis in *Poncirus trifoliata* and *Monarda fistulosa* // Physiol. Végét. 1983. Vol. 21. N 2. P. 257—268.
Morris J. A. Sweetening agents from natural sources // Lloydia. 1976. Vol. 39. N 1. P. 25—38.
Schnepf E. Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia* // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1972. Bd 163. H. 2. S. 113—125.
Stumpf P. K. The synthesis of fatty acids in plant systems // Membranes and transport. 1982. Vol. 2. P. 663—666.
Venkatachalam K. V., Kjonaas R., Croteau R. Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinalis*) // Plant Physiol. 1984. Vol. 76. N 1. P. 148—150.

Агрофизический научно-исследовательский институт РАСХН
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 X 1993

SUMMARY

The composition of essential oils of the overground parts in vegetative and flowering states of *Perilla ocymoides* is similar. However the content of essential oil is different, it is much higher in the former. The composition of essential oil collected by capillar from the peltate glands is analogous to that of the overground parts of the plant. This fact allowes to consider the peltate glands as the specialized terpenoidogenic formations which determine the output of essential oil in *Perilla ocymoides*.

УДК 581.192 : 582.5

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

В. Ф. Семихов, В. И. Вахромеев

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АМИНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ЗАРОДЫША ЗЛАКОВ (*POACEAE*) И ДРУГИХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

V. F. SEMIKHOV, V. I. VAKHROMEEV. COMPARATIVE STUDY OF THE AMINO ACID COMPOSITION OF THE EMBRYO IN GRASSES (*POACEAE*) AND OTHER FLOWERING PLANTS

Исследован аминокислотный состав зародыша у 38 видов цветковых растений, из которых 18 — злаки, 10 — однодольные из 9 других семейств, 10 — двудольные. По аминокислотному составу зародыш по сравнению с целым семенем имеет существенно меньшую вариабельность. Среди злаков выделено 10 видов, относящихся к разным подсемействам и отличающихся самой низкой вариабельностью ($V < 10\%$) по аминокислотному составу зародыша. Средние данные для этих 10 видов условно принимаются за аминокислотный состав зародыша гипотетического предка. Представители других семейств сравниваются с гипотетическим предком злаков по степени сходства аминокислотного состава зародышей, при этом используется индекс удаленности (ИУ). По этому показателю злаки составляют достаточно компактную группу, что подчеркивает их определенную обособленность от других семейств цветковых растений.

Появление эффективной и надежной единицы расселения — семени — стало важнейшим преимуществом семенных растений, позволившим им полнее приспособиться к наземным условиям существования (Тахтаджян, 1978). И. В. Грушвицкий (1965) пишет, что переход от рассеивания одно-

клеточных спор к распространению многоклеточных образований со специальным отложением запасных веществ был важным шагом вперед, по своему значению в эволюции сравнимым с переходом от одноклеточных к многоклеточным гаметангиям. Все это свидетельствует о важности изучения семени с разных позиций для исследования систематики и эволюции. Сравнительно-биохимическим исследованиям целого семени посвящено большое количество работ, поскольку именно семя является наиболее удобным объектом изучения (Благовещенский, 1966; Конарев, 1980; Шнеер, 1988, и др.). Сравнительные же исследования составных частей семени — зародыша и запасающих тканей — немногочисленны. В представленной работе сделана попытка восполнить этот пробел путем изучения аминокислотного состава зародыша.

Одним из перспективных биохимических методов исследования систематики и эволюции злаков является метод изучения аминокислотного состава целого семени как родового признака (Семихов, Новожилова, 1982), возможность использования которого на разных таксономических уровнях неоднократно обсуждалось (Семихов и др., 1987; Семихов, 1988). Исследования аминокислотного состава зародыша и эндосперма показали, что роды различаются по аминокислотному составу эндосперма (Yeoh, Watson, 1981; Вахромеев, Семихов, 1988, 1990). Так, при изучении аминокислотного состава целого семени, эндосперма и зародыша бамбука *Dendrocalamus sikkimensis* Gamble ex Ociver, риса *Oryza sativa* L., пшеницы *Triticum aestivum* L., ковыля *Stipa pennata* L., кукурузы *Zea mays* L. и сорго *Sorghum saccharatum* (L.) Moench. средняя вариабельность (V, %) по аминокислотному составу составляет соответственно 20.1, 24.0 и 8.7%. Если в эндосперме для трех аминокислот (серина, изолейцина и фенилаланина) отмечена вариабельность $V < 10\%$, то в зародыше для трех аминокислот (аргинина, аспарагиновой кислоты и пролина), наоборот, $V > 10\%$ (Вахромеев, Семихов, 1988). В связи с низкой вариабельностью зародыша по аминокислотному составу по сравнению с таковым целого семени мы в своих дальнейших исследованиях сделали попытку использовать данные по аминокислотному составу зародыша злаков для оценки их положения среди других цветковых растений.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследований служили целые семена, запасающий орган и зародыш 38 видов растений. В их числе 18 видов злаков, из которых 4 из подсем. *Bambusoideae*: *Pleioblastus distichus* (Mitf.) Nakai (триба *Arundinarieae*), *Phyllostachys bambusoides* Siebold et Zucc. (*Shibataeae*), *Dendrocalamus sikkimensis* Gamble ex Ociver (*Dendrocalameae*), *Olyra latifolia* L. (*Olyreae*); 14 из подсем. *Pooideae*: *Triticum aestivum* L. (триба *Triticeae*), *Avena sativa* L., *Lolium temulentum* L. (*Poeae*), *Neomolinia mandshurica* (Maxim.) Honda (*Diarrheneae*), *Stipa pennata* L. (*Stipeae*), *Lygeum spartium* L. (*Lygeeae*), *Oryza sativa* L. (*Oryzeae*), *Ehrharta erecta* Fiori (*Ehrharteae*), *Molinia coerulea* (L.) Moench. (*Arundineae*), *Eleusine coracana* (L.) Gaertn., *Uniola latifolia* L. (*Cynodonteae*), *Panicum miliaceum* L. (*Paniceae*), *Sorghum saccharatum* (L.) Moench., *Zea mays* L. (*Andropogoneae*) (по системе Н. Н. Цвелева, 1986); 10 видов, относящихся к другим семействам однодольных: *Arecaceae* (*Butia capitata* Becc., *Chamaerops humilis* L.), *Asparagaceae* (*Asparagus verticillatus* L.), *Asphodelaceae* (*Asphodeline lutea* Reichb.), *Cannaceae* (*Canna humilis* Bouche), *Commelinaceae* (*Palisota bracteosa* Clarke), *Liliaceae* (*Tulipa turkestanica* (Regel) Regel), *Musaceae* (*Strelitzia regina* Banks), *Pandanaceae* (*Pandanus tectorus* Soland.), *Phormiaceae* (*Phormium tenax* Forst); 10 видов двудольных: *Sarcococca humilis* Lindl. (*Buxaceae*), *Diospyros lotus* L. (*Ebenaceae*), *Eucommia unioloides*

Olvier (*Eucommiaceae*), *Euphorbia lathyris* L. (*Euphorbiaceae*), *Lindera chienii* Cheng (*Lauraceae*), *Fagopyrum esculentum* Moench. (*Polygonaceae*), *Xanthoceras sorbifolia* Bunge (*Sapindaceae*), *Sterculia apelata* Karst. (*Sterculiaceae*), *Styrax officinalis* L. (*Styracaceae*), *Thea sinensis* L. (*Theaceae*).

Семена для исследований получены из разных источников: из собственных сборов; из сборов Г. А. Морозовой, Н. С. Пробатовой, Г. М. Проскуряковой, А. К. Скворцова, А. П. Хохрякова и других специалистов; из семенных лабораторий ботанических садов и по делектусу. Всем коллегам, представившим материал, авторы приносят большую благодарность. Для избежания грубых ошибок образцы семян одного и того же вида, полученные по делектусу из разных учреждений, сравнивали между собой и брали для анализа смешанные образцы. Семена очищали от оболочек, зародыш отделяли от эндосперма. После взвешивания определяли массу зародыша в семени по смешанному образцу. Минимальная навеска зародышей для анализа на аминокислотный состав во всех случаях составляла 10 мг. Навески зародыша, эндосперма, а там, где было возможно, и целого семени размалывали, подвергали гидролизу в 6 н. HCl и анализировали на приборе Liquimat-4.

Подробно техника проведения гидролиза и анализа изложена ранее (Семихов и др., 1982).

Результаты исследований

Полученные результаты по 18 видам злаков в принципе являются подтверждением ранее сделанного вывода (Yeoh, Watson, 1981; Вахромеев, Семихов, 1988, 1990) об относительно низкой вариабельности аминокислотного состава зародыша по сравнению с таковым целого семени, и особенно эндосперма. Так, для большинства аминокислот эндосперма вариабельность *V* существенно превышает 10%, в то время как для зародыша она значительно ниже (табл. 1). Средняя же вариабельность (без учета данных по цистину и метионину, нестабильных при данных условиях гидролиза) для аминокислот зародыша 18 видов злаков составляет 8.1, а для эндосперма — 36.0%. Такая высокая вариабельность определяется исключительно высокой изменчивостью содержания отдельных аминокислот в эндосперме видов, относящихся к разным подсемействам. Так, содержание глютаминовой кислоты в эндосперме колеблется от 17.5 (*Dendrocalamus sikkimensis*) до 32.7% (*Triticum aestivum*) (табл. 1), а в зародыше существенно меньше — от 15.4 (*Sorghum saccharatum*, табл. 2) до 19.3% (*Eleusine coracana*, табл. 2, 3) и т. д. Большинство исследованных видов, кроме паникоидных и части бамбузоидных, не очень резко либо почти не различаются по аминокислотному составу зародыша. Мы считаем, что сходство представителей разных подсемейств по этому показателю можно рассматривать как отражение их происхождения от одного таксона или группы близких таксонов. При этом мы исходим из двух наиболее распространенных в наше время гипотез — о дивергентной эволюции злаков и монофилитическом происхождении семейства. Если виды из разных подсемейств имеют сходный или почти идентичный аминокислотный состав зародыша, то наиболее логично считать, что виды сохранили примерно тот состав, который имели исходные таксоны. Нами из 18 исследованных видов злаков отобрано 10 (*Triticum aestivum*, *Neomolinia mandshurica*, *Lolium temulentum*, *Uniola latifolia*, *Oryza sativa*, *Molinia coerulea*, *Avena sativa*, *Phyllostachys bambusoides*, *Ehrharta erecta*, *Stipa pennata*) на основе их сходства по аминокислотному составу зародыша (коэффициент вариации *V* не превышает 10% для всех аминокислот) (табл. 2). Средние данные для перечисленных видов принимаются за аминокислотный состав зародыша гипотетического предка по аналогии со сформулированной нами ранее концепцией аминокислотного состава семян

ТАБЛИЦА 1

Аминокислотный состав эндосперма злаков, г на 100 г обнаруженных аминокислот, и вариабельность (*V*) эндосперма и зародыша, %

Амино-кислоты	Виды злаков																	*V*, %	
	Triticum aestivum	*Neomolinia mandshurica*	*Lolium temulentum*	*Uniola latifolia*	*Oryza sativa*	*Molinia coerulea*	*Avena sativa*	*Phyllostachys bambusoides*	*Ehrharta erecta*	*Stipa pennata*	*Eleusine coracana*	*Sorghum saccharatum*	*Olyra latifolia*	*Zea mays*	*Lygeum spartum*	*Dendrocolamus sikkimensis*	*Pleioblastus distichus*	*Panicum miliaceum*	эндосперм	зародыш
Лизин	2.5	3.1	4.2	1.9	3.3	2.0	4.3	3.9	4.6	3.4	1.7	1.3	4.2	1.9	3.8	4.5	4.1	1.4	43.2	7.4
Гистидин	2.4	2.3	2.3	2.1	2.5	2.2	2.5	2.3	2.1	2.3	2.2	1.7	2.6	3.1	2.5	2.8	1.9	2.0	4.6	3.6
Аргинин	4.6	9.9	5.4	3.8	8.1	5.8	7.4	9.7	9.1	9.9	3.1	2.5	10.7	3.7	10.1	9.5	8.2	2.2	128.4	19.6
Аспарагиновая кислота	5.0	9.4	6.5	7.9	9.5	7.8	8.1	8.8	11.0	9.4	6.0	7.2	8.9	5.7	9.5	9.7	10.0	4.9	41.2	11.7
Треонин	3.0	3.9	3.4	3.7	3.9	3.8	3.6	3.9	4.0	3.6	4.3	3.0	3.5	3.8	3.5	4.2	4.3	2.8	5.1	3.1
Серин	4.5	4.3	3.8	3.7	5.1	4.8	5.0	4.3	5.3	4.2	5.0	4.1	4.1	4.7	5.1	4.4	4.4	6.3	8.4	7.9
Глютаминовая кислота	32.7	23.1	27.0	22.4	20.1	24.4	22.7	20.6	17.5	18.8	26.7	23.2	19.1	22.4	20.1	17.5	18.7	23.3	66.3	10.9
Пролин	11.1	4.4	9.5	7.2	5.3	5.8	5.0	4.7	4.5	5.0	6.8	7.8	5.7	10.9	4.4	5.4	5.1	6.8	71.6	16.8
Глицин	3.8	4.4	5.2	3.1	4.6	2.9	4.8	4.6	4.9	4.3	2.7	2.4	4.6	3.2	4.5	5.4	5.1	2.0	27.1	7.3
Аланин	3.6	4.7	3.6	9.0	5.8	7.8	4.5	5.8	5.7	5.5	5.7	9.7	5.1	7.1	5.1	5.8	6.2	10.2	59.2	10.1
Цистин	1.7	0.6	0.5	1.4	1.1	1.0	2.9	1.2	1.0	2.9	1.3	0.8	1.0	1.1	1.1	2.2	1.1	0.8	—	—
Валин	4.2	4.6	4.3	5.5	5.8	5.4	6.0	5.6	5.6	5.8	6.3	5.3	5.5	4.6	5.8	6.0	6.3	4.9	7.7	4.7
Метионин	0.9	1.7	0.5	1.7	1.2	1.3	0.5	1.7	0.7	2.7	2.4	0.7	1.5	1.0	1.4	0.9	1.4	2.9	—	—
Изолейцин	3.6	3.9	4.1	4.5	3.9	4.4	3.9	4.1	4.2	3.8	4.5	4.0	3.9	3.1	4.5	3.9	4.6	4.3	3.5	3.7
Лейцин	7.0	7.6	7.0	9.9	8.0	8.8	7.7	7.5	7.9	7.9	10.2	14.3	7.9	13.0	7.4	7.3	7.7	13.3	59.7	7.7
Тирозин	3.2	4.2	3.6	4.8	5.0	4.8	3.8	4.5	4.2	5.0	3.9	4.2	4.6	4.4	4.9	4.1	4.3	4.3	5.6	1.8
Фенилаланин	4.4	6.2	6.9	6.4	5.0	5.8	5.7	6.0	6.0	4.5	5.5	5.5	5.6	4.6	5.3	4.9	5.5	6.1	8.4	4.5
NH_3	1.8	1.7	2.2	1.0	1.7	1.2	1.6	0.8	1.7	1.0	1.7	2.3	1.5	1.7	1.0	1.5	1.1	1.5	12.5	2.7

Примечание. Вариабельность рассчитана по данным, представленным в табл. 2, 3.

ТАБЛИЦА 2

Аминокислотный состав зародыша злаков и гипотетического злака, близкого к истокам семейства, г на 100 г обнаруженных аминокислот, и относительная масса зародыша в целом семени, %

Аминокислоты	Виды злаков										Зародыш гипотетического злака (ср. для 10 видов)	V, %
	Triticum aestivum	*Neomolinia mandshurica*	*Lolium temulentum*	*Uniola latifolia*	*Oryza sativa*	*Molinia coerulea*	*Avena sativa*	*Phyllostachys bambusoides*	*Ehrharta erecta*	*Stipa pennata*		
Лизин	6.6	6.1	6.6	6.1	6.3	5.4	7.3	6.0	5.3	6.5	6.2	9.5
Гистидин	3.0	3.0	2.9	3.0	2.9	3.5	2.9	3.1	2.8	3.7	3.1	9.4
Аргинин	9.4	8.1	8.1	7.9	8.8	9.0	9.3	9.7	8.6	8.2	8.7	7.2
Аспарагиновая кислота	10.2	10.5	10.1	9.8	11.2	9.7	11.2	9.3	9.6	11.7	10.1	7.7
Треонин	4.5	4.5	4.9	4.5	4.3	4.3	4.1	4.9	4.1	4.8	4.6	6.7
Серин	4.5	5.0	4.5	5.4	4.4	5.2	5.0	5.1	4.7	5.4	4.9	7.6
Глютаминовая кислота	16.7	18.3	17.9	18.4	16.2	18.5	16.7	16.5	18.3	16.1	17.5	5.8
Пролин	4.2	4.8	5.0	4.2	4.5	4.2	3.4	4.3	3.8	4.0	4.5	0.0
Глицин	6.3	6.4	6.5	5.9	5.8	5.7	6.2	6.3	6.3	6.4	6.1	4.5
Аланин	6.2	6.9	5.9	6.6	6.7	6.0	6.5	5.6	7.2	6.4	6.3	7.6
Цистин	2.0	0.3	0.6	1.2	2.4	0.8	0.8	1.1	1.1	0.7	1.2	—
Валин	5.3	5.2	5.4	5.3	5.5	5.4	5.4	5.7	6.0	5.4	5.4	4.2
Метионин	0.6	0.3	0.4	0.6	0.7	1.1	0.5	0.7	0.7	0.1	0.6	—
Изолейцин	3.7	3.6	3.7	3.7	3.7	3.9	3.6	3.6	3.5	3.7	3.7	2.9
Лейцин	7.0	7.0	7.0	7.2	7.1	7.0	7.2	7.6	7.7	7.6	7.1	3.9
Тирозин	3.4	3.3	3.6	3.5	3.5	3.7	3.3	3.6	3.3	3.6	3.5	4.2
Фенилаланин	4.3	3.9	4.5	4.7	4.1	4.5	4.2	4.3	4.8	3.8	4.3	7.5
NH_3	2.1	2.3	2.1	2.0	1.9	2.1	2.4	2.6	2.2	1.9	2.2	—
Индекс удаленности	1.21	1.47	1.50	1.56	1.73	1.78	1.95	1.98	2.01	2.28	—	—
Доля зародыша, % от массы семени	1.90	—	3.14	3.48	10.0	8.33	0.99	1.69	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 3

Аминокислотный состав зародыша представителей однодольных и двудольных растений, г на 100 г обнаруженных аминокислот, и относительная масса зародыша в целом семени, %

Аминокислоты	Виды злаков													
	Styrax officinalis	*Lindera chienii*	*Eleusine coracana*	*Sorghum saccharatum*	*Olyra latifolia*	*Sarcococca humilis*	*Tulipa turkestanica*	*Zea mays*	*Sterculia apelata*	*Chamaerops humilis*	*Lygeum spartum*	*Dendrocalamus sikkimensis*	*Euphorbia latyrus*	*Pleioblastus distichus*
Лизин	5.9	6.0	6.2	6.3	6.5	5.3	8.6	6.5	7.0	6.6	6.6	5.7	4.6	5.5
Гистидин	2.5	2.6	2.9	3.0	3.7	2.4	2.6	3.4	2.4	2.6	2.8	3.3	2.7	2.4
Аргинин	9.6	8.5	10.2	9.4	8.5	9.0	9.4	9.0	11.9	11.0	11.7	12.5	11.9	7.3
Аспарагиновая кислота	11.2	10.1	10.1	10.8	10.2	10.0	8.2	8.4	10.6	8.4	7.7	9.3	10.7	10.0
Треонин	4.5	4.1	4.3	4.0	4.7	4.5	4.9	4.5	4.0	3.9	4.0	4.3	3.8	5.1
Серин	4.5	5.9	5.5	4.6	6.8	5.0	4.7	4.5	4.8	4.7	5.7	4.6	5.1	5.3
Глютаминовая кислота	17.7	18.5	19.3	15.4	17.5	19.3	16.8	16.3	17.8	19.5	18.0	18.3	18.8	13.9
Пролин	4.2	5.0	4.2	6.4	4.4	5.1	5.0	7.0	3.8	4.0	4.4	4.3	3.9	5.2
Глицин	5.0	4.8	6.4	5.7	8.1	5.0	5.8	6.2	4.9	5.3	5.9	5.4	4.1	5.9
Аланин	5.9	4.8	4.7	6.3	5.1	5.0	6.2	6.5	5.0	4.9	5.4	5.5	5.6	5.8
Цистин	0.4	0.8	1.1	1.5	0.5	0.6	0.5	2.4	1.0	2.3	0.5	1.8	1.3	1.1
Валин	5.5	5.3	5.0	6.2	4.4	5.5	5.5	5.5	5.3	5.6	5.5	5.1	5.1	6.8
Метионин	0.4	0.6	0.5	0.6	0.4	0.6	0.6	1.1	0.5	1.1	0.5	0.3	1.7	1.0
Изолейцин	4.9	4.2	3.6	3.3	3.3	4.6	4.1	3.2	4.1	3.9	4.1	3.2	4.6	4.7
Лейцин	7.7	7.5	6.9	7.2	6.6	8.4	7.5	7.0	7.1	6.6	7.4	6.8	7.1	8.8
Тирозин	2.9	4.3	3.3	3.0	3.1	3.5	3.9	3.3	3.4	3.0	3.5	3.4	2.7	4.0
Фенилаланин	5.1	5.0	4.0	4.2	3.8	4.1	4.2	3.7	4.4	5.1	4.0	3.9	4.9	5.3
NH_3	2.1	2.0	2.2	2.1	2.4	2.1	1.5	1.5	2.0	1.6	2.3	2.3	1.8	2.1
Индекс удаленности	2.59	3.07	3.12	3.33	3.41	3.41	3.57	3.71	3.99	4.30	4.32	4.34	4.77	4.87
Доля зародыша, % от массы семени	1.62	0.63	4.55	9.85	3.70	7.89	5.26	14.01	0.61	0.12	4.96	3.96	2.97	0.96

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Аминокислоты	Виды злаков													
	Panicum miliaceum	*Pandanus tectorus*	*Eucommia unioloides*	*Phormium tenax*	*Palisota bracteosa*	*Butia capitata*	*Fagopyrum esculentum*	*Asphodeline lutea*	*Canna humilis*	*Diospyros lotus*	*Xanthoceras sorbifolia*	*Asparagus verticillatus*	*Strelitzia regina*	*Thea sinensis*
Лизин	4.3	5.7	4.6	4.7	7.4	6.1	5.8	5.4	6.4	6.6	4.6	5.7	5.1	6.2
Гистидин	2.9	2.7	2.5	2.6	3.3	2.8	2.5	3.0	3.2	2.3	2.3	2.7	3.2	2.7
Аргинин	7.7	10.5	10.3	9.3	8.5	11.8	12.1	12.5	12.8	9.6	10.1	16.1	14.7	18.2
Аспарагиновая кислота	8.0	7.8	9.7	11.9	10.0	8.0	9.6	8.7	7.8	7.4	9.4	8.7	7.2	8.1
Треонин	3.7	3.5	4.7	3.8	3.4	3.8	3.4	3.8	3.6	3.9	3.7	4.3	3.3	4.2
Серин	6.1	5.3	5.3	5.7	5.1	4.7	4.4	5.3	4.5	5.0	5.6	4.2	3.9	3.9
Глютаминовая кислота	8.5	21.1	21.4	21.7	17.8	21.1	21.2	21.0	21.1	21.6	23.3	20.9	23.6	19.8
Пролин	5.2	4.0	4.3	3.2	2.9	4.4	3.7	3.8	3.8	7.8	3.7	3.9	3.6	3.5
Глицин	4.7	6.2	4.9	5.0	10.6	4.9	5.9	6.8	5.2	4.9	5.1	5.3	5.3	4.3
Аланин	8.0	5.2	4.8	4.9	4.7	4.6	4.2	4.4	5.0	5.7	4.1	4.7	4.5	4.5
Цистин	0.4	0.8	0.6	1.2	0.6	1.5	1.7	0.8	0.7	1.0	1.2	1.1	0.8	1.0
Валин	5.2	4.9	4.6	5.1	4.7	4.9	5.2	5.1	4.7	4.9	4.8	4.7	4.8	4.2
Метионин	0.4	1.0	1.1	0.5	0.4	0.8	1.9	0.4	0.5	1.1	0.5	0.8	0.5	0.7
Изолейцин	4.2	3.5	4.7	4.3	3.4	3.6	3.6	4.1	3.7	3.7	4.2	3.1	3.9	3.4
Лейцин	9.7	6.7	7.4	6.9	6.0	6.7	6.3	6.0	6.8	6.0	7.0	5.5	6.4	6.2
Тирозин	3.9	3.3	3.2	2.9	5.0	3.1	2.6	2.9	3.4	2.5	4.5	2.9	3.4	2.9
Фенилаланин	4.9	5.6	4.5	4.5	3.9	5.0	4.5	4.0	4.6	3.7	4.0	3.2	3.7	3.7
NH_3	2.2	2.3	1.4	1.8	2.3	2.2	1.8	2.3	2.2	2.3	1.9	2.4	2.1	2.4
Индекс удаленности	5.11	5.35	5.45	5.54	5.62	5.95	5.95	6.16	6.46	6.81	7.11	8.93	9.70	10.64
Доля зародыша, % от массы семени	5.88	1.96	26.32	6.67	0.90	0.44	—	2.33	3.61	—	6.43	1.57	3.17	0.21

гипотетического предка злаков, близкого к истокам семейства (Семихов, 1988). Концепция была выдвинута на основе анализа данных по аминокислотному составу семян почти в 200 родах злаков с использованием представления об аминокислотном составе семян как таксономическом признаке, материалов по иммунохимии злаков, гипотезы направления эволюции белков семян, а также принятия представлений о дивергентном характере эволюции семейства. Сформулированная концепция была использована для уточнения объема подсемейств и обоснования объективности существования этой систематической категории на примере арундиноидных, хлоридоидных и паникоидных злаков (Семихов, 1988). Аминокислотный состав зародыша хотя и не резко, но изменяется от вида к виду (табл. 2) за счет содержания ряда аминокислот (лизина, пролина, аспарагиновой кислоты и др.), поэтому средние данные, нивелируя индивидуальные отклонения, дают более правильное представление о вероятном аминокислотном составе зародыша гипотетического предка.

Этот усредненный аминокислотный состав зародыша может быть полезен для уточнения происхождения злаков и их взаимоотношений с другими семействами однодольных и двудольных растений.

Чтобы оценить положение злаков среди других семейств цветковых растений, был рассчитан индекс удаленности от гипотетического предка (ИУ).

Он представляет собой корень квадратный из суммы квадратов отклонений в аминокислотном составе семян исследуемого таксона от аминокислотного состава зародыша гипотетического предка и рассчитывается по формуле $\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (H_i - X_i)^2}$, $\{H_i\}_{i=1}^{15}$ – аминокислотный состав зародыша гипотетического предка, а $\{X_i\}_{i=1}^{15}$ – аминокислотный состав зародыша сравниваемого вида. Из данных табл. 2, 3, расположение видов в которых представляет собой ряд увеличения значений ИУ, видно, что злаки по этому показателю располагаются достаточно компактно, хотя и не все. Так, виды *Panicum miliaceum*, *Pleioblastus distichum*, *Dendrocalamus sikkimensis*, *Lygeum spartium*, *Zea mays* расположены во второй половине ряда. Интересно отметить и то, что по аминокислотному составу зародыша не обнаруживается хиатуса между однодольными и двудольными растениями.

Другим приемом, позволяющим оценить, в какой степени исследованные виды близки между собой по этому признаку, является попарное сравнение каждого вида (выступающего в качестве реперного) со всеми остальными, при этом степень различия между 2 видами рассчитывается по той же формуле $\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (H_i + X_i)^2}$, что и для вычисления ИУ. Оказалось, что во всех случаях к злакам, выступающим в качестве реперов (кроме *Dendrocalamus sikkimensis* и *Eleusine coracana*, к которым наряду со злаками близки представители и других семейств), по аминокислотному составу зародыша ближе всего стоят другие злаки (табл. 4).

С нашей точки зрения, из данных табл. 4 следует, что злаки по этому показателю обособлены от других исследованных семейств, что не противоречит представлениям, развиваемым Т. Б. Батыгиной (1974, 1987), о возможности выделения развития зародыша злаков в особый тип эмбриогенеза — Graminad-тип. Данные по аминокислотному составу зародыша являются подтверждением определенного своеобразия паникоидных злаков, ранее отмеченного нами как по иммунохимическим свойствам, так и по аминокислотному составу целого семени (Семихов, 1988).

Sorghum saccharatum, *Zea mays* и *Panicum miliaceum* довольно резко отличаются от всех остальных исследованных таксонов, хотя и сохраняют наибольшее

ТАБЛИЦА 4

Виды, наиболее близкие к злакам по аминокислотному составу зародыша (результаты попарного сравнения)

Реперные виды	Наиболее близкие виды
Triticum aestivum	*Oryza sativa* (1.57); *Phyllostachys bambusoides* (1.66); *Lolium temulentum* (2.04)
Neomolinia mandshurica	*Uniola latifolia* (1.46); *Lolium temulentum* (1.59); *Triticum aestivum* (2.15)
Lolium temulentum	*Neomolinia mandshurica* (1.59); *Uniola latifolia* (1.79); *Triticum aestivum* (2.04)
Uniola latifolia	*Neomolinia mandschurica* (1.46); *Molinia coerulea* (1.62); *Lolium temulentum* (1.79)
Oryza sativa	*Triticum aestivum* (1.57); *Stipa pennata* (1.90); *Neomolinia mandshurica* (2.39);
Molinia coerulea	*Uniola latifolia* (1.62); *Neomolinia mandshurica* (2.15); *Lolium temulentum* (2.31)
Avena sativa	*Triticum aestivum* (1.66); *Oryza sativa* (1.84); *Stipa pennata* (2.14)
Phyllostachys bambusoides	*Triticum aestivum* (1.66); *Molinia coerulea* (2.58); *Lolium temulentum* (2.65)
Ehrharta erecta	*Uniola latifolia* (1.84); *Molinia coerulea* (2.05); *Neomolinia mandshurica* (2.26)
Stipa pennata	*Orysa sativa* (1.57); *Lolium temulentum* (1.90); *Triticum aestivum* (2.39)
Eleusine coracana	*Molinia coerulea* (2.49); *Chamaerops humilis* (2.780); *Lugeum spartium* (3.09)
Sorghum saccaratum	*Oryza sativa* (2.45); *Zea mays* (2.95); *Triticum aestivum* (2.98)
Olyra latifolia	*Lolium temulentum* (3.45); *Neomolinia mandshurica* (3.47); *Eleusine coracana* (3.52)
Zea mays	*Sorghum saccaratum* (2.95); *Phyllostachys bambusoides* (3.96); *Lolium temulentum* (3.48)
Lygeum spartium	*Dendrocalamus sikkimensis* (2.68); *Chamaerops humilis* (2.68); *Eleusine caracana* (3.09)
Dendrocalamus sikkimensis	*Sterculia apelata* (2.62); *Lygeum spartium* (2.70); *Lolium temulentum* (2.70)
Pleioblastus distichus	*Phyllostachys bambusoides* (4.46); *Oryza sativa* (4.46); *Sorghum saccaratum* (4.54)
Panicum miliaceum	*Uniola latifolia* (4.33); *Molinia coerulea* (4.58); *Neomolinia mandshurica* (4.89)

Примечание. Цифры при названии вида соответствуют величине индекса удаленности от реперного вида.

сходство с другими злаками, а не с представителями иных семейств. Паникоидные злаки различаются по величине, форме и строению зародыша, что дало основание Батыгиной (1974) в Graminad-типе выделить 2 основных подтипа — Festucoideae и Panicoideae. На основе обобщения данных по свойствам белков семян можно предположить, что либо представители этого подсемейства эволюционировали очень быстрыми темпами и в нем сохранилось мало таксонов с исходными характеристиками, либо верно представление агростологов, например E. Kallogg (1986), считающих, что паникоидные злаки произошли от других подсемейств, в частности арундиноидных. Представляют интерес и данные по бамбукам. За исключением *Phyllostachys bambusoides*, 3 остальных вида (*Olyra latifolia*, *Dendrocalamus sokkimensis* и *Pleioblastus distichus*) по аминокислотному составу существенно отличаются от других групп злаков, что может быть связано с большей древностью этой группы и, следовательно, бóльшими возможностями для накопления изменений в аминокислотном составе зародыша.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Эмбриогенез пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Атлас. Л., 1987. 102 с.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., 1966. 328 с.

Вахромеев В. И., Семихов В. Ф. Аминокислотный состав семян, зародыша и эндосперма некоторых злаков // Бюл. ГБС АН СССР. 1988. Вып. 149. С. 47—50.

Вахромеев В. И., Семихов В. Ф. Аминокислотный состав зародыша и эндосперма некоторых однодольных // Бюл. ГБС АН СССР. 1990. Вып. 156. С. 54—60.

Грушвицкий И. В. Проблема *Prephanerogamae* и вопрос об эволюции семени // Проблемы филогении растений. М., 1965. С. 43—51.

Конарев В. Г. Белки пшеницы. М., 1980. 351 с.

Семихов В. Ф. Концепция аминокислотного состава семян гипотетического предка злаков (*Poaceae*) и ее использование для целей систематики этого семейства // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1225—1234.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А. Таксономическая ценность аминокислотного состава семян // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1207—1215.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П. Вариабельность аминокислотного состава семян и проламиновой фракции белка в связи с их использованием в систематике растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 1. С. 68—78.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Вахромеев В. И. Свойства и аминокислотный состав белков семян в связи с систематикой и филогенией трибы *Brachypodieae* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 162—170.

Тахтаджян А. Л. Отдел голосеменные (*Pinophyta*, или *Gimnospermae*). Общая характеристика // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 257—262.

Цвелев Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л., 1986. 76 с.

Шнеер В. С. Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1073—1084.

Kallog E. A. Phylogenetion analysis in the *Gramineae* // Int. symp. on grass systematics and evolution. Washington, 1986. P. 19.

Yeoh H.-H., Watson L. Systematic variation in amino acid compositions of grass caryopses // Phytochem. 1981. Vol. 20. N 5. P. 1041—1051.

Главный ботанический сад РАН
Москва

Получено 7 XII 1990

SUMMARY

The amino acid composition of the embryo in 38 species from 20 families of higher plants have been studied. The amino acid composition of the embryo is not so variable as that of the whole seed. 10 species of grasses from different subfamilies with the least variability ($V\% < 10\%$) of amino acid composition of the embryo are distinguished. The mean values for these 10 species are taken as the amino acid composition of the embryo in the hypothetic ancestor of the family. The degree of similarity in the amino acid composition of the embryo in the species from other families with the ancestor and among each other is determined using index of remoteness. This index shows that grasses are the compact group isolated from other families studied.

УДК 581.524.31 : 81.526.535 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

В. Н. Голубев

АНАЛИЗ РИТМИКИ РАЗВИТИЯ ПРИБРЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА «МЫС МАРТЬЯН» НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

V. N. GOLUBEV. THE ANALYSIS OF DEVELOPMENTAL RHYTHMIC OF THE LITTORAL VEGETATION IN «MIS MARTJAN» RESERVE ON THE CRIMEAN SOUTHERN COAST

В видовом составе растительности прислоненного пляжа на побережье Черного моря выделены группы аборигенных галофитов, петрофитов среднего и низкого обилия, мигрантов из соседнего дубово-можжевелового леса и др. Кривые вегетации и цветения галофитов и петрофитов одновершинны, со стабильным максимумом в течение почти всего теплого времени года, что связано с режимом постоянного грунтового увлажнения. Установлено сходство ритмики развития пляжной растительности заповедника «Мыс Мартьян» с ритмикой вегетации и цветения галофитного луга и растительности формирующихся дюн Керченского п-ова и Арабатской стрелки на побережье Азовского моря.

Заповедник «Мыс Мартьян» расположен на побережье Черного моря в 6 км к востоку от г. Ялты. Надводная часть береговой зоны его представлена пляжем неполного профиля, который ограничен со стороны суши в разной степени выраженности абразионным уступом (клифом). Ширина пляжа — от 4 до 17 м. Аккумулятивные наносы состоят из песка, гальки, изредка валунов и глыб. Узкие полосы пляжа непосредственно упираются в волноприбойные ниши, над которыми возвышается отвесный береговой обрыв. Но некоторые участки примыкают к низким полоскам клифа, сложенного мелкоземным грунтом, размываемым дождями или подверженным гравитационным осыпям. Поэтому часть мелкозема и даже почвы постоянно инкрустирует прилежащую пляжную гальку и является благоприятной средой для развития цветковых растений разной эколого-ценотической природы: выходцев из соседнего с пляжем дубово-можжевелового леса (*Juniperus excelsa*,[1] *Quercus pubescens*, *Pistacia mutica*, *Elytrigia nodosa*, *Achnatherum bromoides* и др.), некоторых степных видов, петрофитов и рудеральных растений. На этой контактной с клифом узкой полосе пляжа обычно развивается обильный травостой, нередко пятнистый, состоящий из групп особей отдельных видов с незначительной примесью других элементов. На большей части остальной площади пляжа, достижимой для прибойного потока при особо сильном волнении, которое чаще всего наблюдается на море в позднеосенне-зимнее время, поселяются в умеренном или малом обилии уже типичные представители морских побережий — аборигенные галофиты, как правило, широкого географического распространения.

Узкая же полоса, граничащая с урезом воды и постоянно омываемая прибойным потоком слабого или умеренного волнения, которое бывает на море в течение большей части года, за исключением весьма редких штилевых часов, почти лишена цветковых растений. Кое-где глыбы известняка и песчаника осваиваются петрофитами, способными выдерживать периодическое воздействие солевых брызг. Петрофиты поселяются и на галечнике средней полосы пляжа.

Таким образом, в прибрежной береговой зоне выделяются три экологически разнородные полосы: узкая, граничащая с береговой линией, почти лишенная цветковых растений; основная средняя полоса с галечниками (кое-где и валунами), населенная эвритопными аборигенными галофитами; узкая контактная с береговым клифом полоса, куда постоянно осыпаются мелкозем и почва с вышерасположенного коренного берега. Она заселяется растениями разной

[1] Латинские названия растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981).

эколого-фитоценотической природы, обычно образующими колонии со значительным обилием особей. Конечно, в этой последней полосе могут развиваться и аборигенные галофиты.

Исходя из доминантно-экологической концепции, растительность морского пляжа побережья Черного моря Южного берега Крыма в пределах заповедника «Мыс Мартьян» мы относим к донниково-критмовой ассоциации (Crithmum maritimum [+Atriplex nitens] + Melilotus tauricus). Если же опираться на эколого-флористическую классификацию растительности морских побережий (Корженевский, Клюкин, 1990), то данную ассоциацию, вероятно, можно рассматривать в качестве субассоциации Ass. Crithmo—Elytrigietum bessarabicae Korzh. et Klukin 1990, входящей в Al. Lactuco tatarici—Elytrigion bessarabicae Korzh. et Klukin 1990 O. Crithmo—Limonietalia Molinier 1954 Cl. Crithmo—Limonietea Br.-Bl. 1947.

В составе выделенной нами ассоциации мы различаем 4 флористических комплекса, или группы, в зависимости от экологических и ценогенетических особенностей видов.

К 1-й группе мы относим аборигенные приморские галофиты, часто широко распространенные вне морских побережий — на солончаках и солонцах южных аридных областей, включая побережья соленых континентальных водоемов (обилие приводится по шкале Браун-Бланке): *Argusia sibirica* 3, *Atriplex nitens* 4, *Brassica juncea* +, *Cakile euxina* +, *Crambe pontica* +, *Crithmum maritimum* 4, *Galium humifusum* +, *Glaucium flavum* 2, *Lactuca tatarica* 2, *Phragmites australis* 2, *Salsola tragus* +, *Senecio bicolor* 3. Как видно из приведенных данных, лишь 5 видов играют заметную фитоценотическую роль, остальные же представлены единичными особями, а *Argusia sibirica* встречается только в самой восточной части побережья заповедника в значительном обилии. *Lactuca tatarica* произрастает в виде небольшого пятна в средней части пляжа. Конечно, такие виды, как *Atriplex nitens*, *Senecio bicolor*, *Phragmites australis*, распространенные и вне морских побережий, вряд ли можно отнести к аборигенам пляжей. Однако условия произрастания на морском пляже вполне соответствуют экологии данных видов, которые, несомненно, составляют единое целое с остальными видами группы по типу приспособительной структуры.

Во 2-ю группу входят виды петрофитных или близких к ним обитаний и отдельные виды нарушенных биотопов, устойчивые к избыточному засолению субстрата и находящие благоприятные условия для своего развития на галечниках пляжа, они достигают значительного обилия (*Centaurea sterilis* 2, *Chondrilla juncea* 1, *Dorycnium herbaceum* 3, *Euphorbia rigida* 3, *Melilotus tauricus* 4, *Rapistrum rugosum* 3, *Seseli dichotomum* 2, *Oberna cserei* 3, *Sonchus oleraceus* 2). Из указанных видов *Dorycnium herbaceum*, по-видимому, следует рассматривать в качестве мигранта, имеющего литофитную природу, из дубово-можжевелового леса.

В 3-ю группу включены виды, предпочитающие петрофитные местообитания, но развивающиеся на пляже в малом обилии, а значит, с трудом переносящие избыточное засоление (*Cephalaria coriacea* +, *Galium mollugo* 1, *Parietaria officinalis* +, *Poterium polygamum* 1, *Ptilostemon echinocephalus* +, *Scariola viminea* +).

Наконец, самую многочисленную 4-ю группу составляют виды разнородного происхождения, обычно малообильные, наименее устойчивые к засолению, образующие заросли-пятна. Наиболее многочисленны среди них мигранты из соседнего дубово-можжевелового леса. Древесные представители указанной формации также выходят на контактную полосу пляжа и берегового уступа. Определенную роль играют степные виды, встречающиеся на площади дубово-можжевелового леса заповедника. Особо можно упомянуть однолетники-эфемеры, некоторые сорные растения. Всего в данной группе насчитывается 51 вид: *Acachmena cuspidata* +, *Anisantha madritensis* 1, *A. sterilis* 1, *Arabis*

caucasica +, *Avena trichophylla* +, *Buddleja davidii* Franch. +, *Bupleurum fruticosum* +, *Capparis herbacea* +, *Centaurea diffusa* 1, *C. salonitana* 1, *Cichorium intybus* +, *Cistus tauricus* +, *Chenopodium album* +, *Clematis vitalba* +, *Colutea cilicica* +, *Convolvulus arvensis* 1, *Coronilla emeroides* +, *Cynanchum acutum* 1, *Cynodon dactylon* 1, *Daucus carota* +, *Diplotaxis tenuifolia* +, *Echinops bannaticus* +, *Elytrigia nodosa* 1, *Eryngium campestre* 1, *Hordeum bulbosum* +, *Inula aspera* +, *Jurinea sordida* +, *Koeleria cristata* +, *Lappula barbata* +, *Lapsana intermedia* +, *Linum tenuifolium* +, *Lolium loliaceum* 1, *Medicago falcata* +, *Melica taurica* +, *Pistacia mutica* +, *Plantago lanceolata* 1, *Prunus cerasifera* +, *Psoralea bituminosa* +, *Quercus pubescens* +, *Reseda lutea* +, *Rhus coriaria* +, *Salvia sibthorpii* +, *Scorsonera mollis* +, *Solanum zelenetzkii* +, *Stachys iberica* +, *Taraxacum hybernum* +, *T. officinale*, *Teucrium polium* +, *Trachynia distachya* +, *Tragopogon dubius* +, *Vicia dasycarpa* +.

С учетом сделанного подразделения в дальнейшем систематическом, ареалогическом и ритмологическом анализах фигурируют флористические фракции ассоциации, которые являются аддитивными, за исключением IV и, естественно, I. I фракция соответствует 1-й группе аборигенных галофитов и выступает в своем собственном составе, II фракция образуется за счет суммирования видов 1-й и 2-й групп, III — за счет видов 1-й, 2-й и 3-й групп, IV соответствует 4-й группе (51 вид), V представляет собой сумму всех 4 приведенных выше групп видов, т. е. полный видовой состав ассоциации. Кривые цветения выведены только по I—III и V фракциям.

В составе флоры ассоциации преобладающим по количеству видов является сем. *Asteraceae*. Далее идут в порядке убывания видов семейства *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Chenopodiaceae* (табл. 1). 4 семейства представлены 2 видами, 16 семейств — 1 видом. В целом флора ассоциации включает в себя 27 семейств. По преобладающим семействам она приближается к средиземноморскому типу флор (Толмачев, 1974). Однако значительное число видов *Chenopodiaceae* придает флоре типично прибрежноморский характер, а также сближает ее с флорами засоленных местообитаний степных, полупустынных и пустынных областей южной части Палеарктической области. Анализ систематической структуры отдельных фракций флоры ассоциации (табл. 1) по существу не влияет на изменение этих общих оценок, с его помощью можно показать лишь источники увеличения количества одновидовых семейств для синтаксона в целом.

При ареалогическом анализе всех видов ассоциации выявлено преобладание средиземноморских видов, что объясняется значительным участием мигрантов из дубово-можжевелового леса (табл. 2). Однако аборигенные виды-галофилы характеризуются уже другой ареалогической принадлежностью. Собственно средиземноморских и европейско-средиземноморских видов среди них всего 4 (33%). Остальные обладают голарктическим, западнопалеарктическим, южнопалеарктическим, переднеазиатским и евразиатским степным, евразиатским степным и понтическим типами ареалов, что объясняется приуроченностью видов к солонцам и солончакам, распространенным именно в этих географических регионах. При анализе II и III фракций флоры синтаксона (табл. 2) выявляется прогрессивное увеличение количества видов, ареалы которых заходят в средиземноморскую область. Так, во II фракции их число возрастает до 11 (52%), в III — до 16 (59.2%), в IV (самостоятельной, не включающей в себя видов предыдущих 3 фракций) — до 39 (76.4%). В целом по ассоциации (V фракция) количество видов с ареалами, частично или полностью приуроченными к средиземноморской области, достигает 56, или около 72%.

Приведенный ареалогический материал свидетельствует о том, что группа аборигенных прибрежных галофитов в данной ассоциации состоит из видов однородной экологии, но пришедших из различных географических областей

ТАБЛИЦА 1

Систематическая структура флоры донниково-критмовой ассоциации прибрежной растительности Черного моря в заповеднике «Мыс Мартьян»

Семейства	Флористические фракции ассоциации									
	I		II		III		IV		V	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Asteraceae	2	16.6	5	23.8	7	25.9	10	19.5	17	21.8
Poaceae	1	8.3	1	4.7	1	3.7	10	19.5	11	14.1
Brassicaceae	3	25.0	4	19.1	4	14.8	3	5.8	7	9.0
Fabaceae			2	9.5	2	7.4	5	9.8	7	9.0
Apiaceae	1	8.3	2	9.5	2	7.4	3	5.8	5	6.4
Chenopodiaceae	2	16.6	2	9.5	2	7.4	2	3.9	4	5.1
Lamiaceae							3	5.8	3	3.8
Anacardiaceae							2	3.9	2	2.6
Boraginaceae	1	8.3	1	4.7	1	3.7	1	1.9	2	2.6
Rosaceae					1	3.7	1	1.9	2	2.6
Rubiaceae	1	8.3	1	4.7	2	7.4			2	2.6
Papaveraceae	1	8.3	1	4.7	1	3.7			1	1.3
Caryophyllaceae			1	4.7	1	3.7			1	1.3
Euphorbiaceae			1	4.7	1	3.7			1	1.3
Dipsacaceae					1	3.7			1	1.3
Urticaceae					1	3.7			1	1.3
Asclepiadaceae							1	1.9	1	1.3
Buddlejaceae							1	1.9	1	1.3
Capparaceae							1	1.9	1	1.3
Cistaceae							1	1.9	1	1.3
Convolvulaceae							1	1.9	1	1.3
Fagaceae							1	1.9	1	1.3
Linaceae							1	1.9	1	1.3
Plantaginaceae							1	1.9	1	1.3
Ranunculaceae							1	1.9	1	1.3
Resedaceae							1	1.9	1	1.3
Solanaceae							1	1.9	1	1.3
Всего	12	99.7	21	99.6	27	99.9	51	98.7	78	100.4

Примечание. Здесь и в табл. 2: II, III, V — аддитивные фракции (II — 12 + 9 = 21 вид, III — 12 + 9 + + 6 = 27 видов, V — 12 + 9 + 6 + 51 = 78 видов).

юга Евразии, между которыми на протяжении длительного исторического времени существовал флористический обмен. Последнее подтверждается отсутствием в этой группе эндемиков. Остальная же часть видов ассоциации, так или иначе способных переносить избыточное засоление, складывалась из представителей местной естественной и отчасти антропогенной флоры в основе своей средиземноморского происхождения (Голубев, 1984). Наиболее мощным флористическим «донором» для рассматриваемой пляжной растительности служили виды из соседнего дубово-можжевелового леса, среди которых доминируют средиземноморские. Впрочем, их фитоценотическая роль в ассоциации незначительна, и сосредоточены они главным образом вдоль берегового уступа в зоне контакта с прислоненным пляжем.

На основе выполненного флоро-ареалогического анализа было проведено ритмологическое изучение синтаксона. При этом ритмика вегетации рассматривалась отдельно для каждой из выделенных 4 фракций видов и в целом для ассоциации (V фракция), а ритмика цветения — для I—III и V фракций по ранее предложенной методике (Голубев, 1969, 1978, 1981, 1983).

ТАБЛИЦА 2

Ареалогическая структура флоры донниково-критмовой ассоциации прибрежной растительности Черного моря в заповеднике «Мыс Мартьян»

Типы ареала	Флористические фракции ассоциации									
	I		II		III		IV		V	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Европейско-средиземноморский	2	16.6	2	9.5	3	11.1	7	13.7	10	12.8
Средиземноморско-переднеазиатский							9	17.6	9	11.5
Европейско-средиземноморско-переднеазиатский			1	4.7	3	11.1	5	9.8	8	10.2
Восточносредиземноморский			2	9.5	2	7.4	6	11.7	8	10.2
Крымский эндемичный			1	4.7	1	3.7	4	7.6	5	6.4
Голарктический	1	8.3	2	9.5	2	7.4	3	5.8	5	6.4
Средиземноморский	2	16.6	2	9.5	2	7.4	2	3.9	4	5.1
Средиземноморско-переднеазиатский и евразиатский степной			1	4.7	1	3.7	3	5.8	4	5.1
Понтический	1	8.3	2	9.5	2	7.4	2	3.9	4	5.1
Крымско-кавказский			1	4.7	3	11.1			3	3.8
Западнопалеарктический	1	8.3	1	4.7	2	7.4	1	1.9	3	3.8
Средиземноморско-евразиатский степной							2	3.9	2	2.6
Палеарктический							2	3.9	2	2.6
Южнопалеарктический	2	16.6	2	9.5	2	7.4			2	2.6
Переднеазиатский							1	1.9	1	1.3
Крымско-кавказско-малоазиатский							1	1.9	1	1.3
Крымско-малоазиатский			1	4.7	1	3.7			1	1.3
Переднеазиатский и евразиатский степной	1	8.3	1	4.7	1	3.7			1	1.3
Евразиатский степной	1	8.3	1	4.7	1	3.7			1	1.3
Адвентивные растения	1	8.3	1	4.7	1	3.7	3	5.8	4	5.1
Всего	12	99.6	21	99.3	27	99.9	51	99.1	78	99.8

Как видно из рис. 1, *А*, вегетация эвритопных аборигенных галофитов носит устойчивый равномерный характер. В течение зимы наблюдается стабильное минимальное число вегетирующих видов — 5. Заметный подъем происходит в 1-й декаде апреля и достигает максимума во 2-й декаде (12 видов). Этот максимум сохраняется до 1-й декады июля. Далее число вегетирующих видов до 1-й декады августа составляет 11, до 1-й декады октября — 10. В последующие 2 мес их количество постепенно снижается вплоть до 5 во 2-й декаде декабря. Таким образом, кривая вегетирующих видов носит одновершинный характер и сохраняет высокие значения в течение всего теплого времени года. Идентичной кривой вегетации характеризуется растительность галофитного луга на Керченском п-ове Крыма (Голубев, Сова, 1992). Как будет показано далее, сходная кривая вегетации свойственна растительности формирующихся дюн Керченского п-ова и Арабатской стрелки.

Добавление петрофитных видов в значительном и среднем обилии (и некоторых других видов), суммарно образующих II и III фракции флоры пляжа, по существу не влияет на изменение типа кривой вегетации аборигенных галофитов (рис. 1, *Б*, *В*). Все 3 кривые вполне идентичны. Этот факт недвусмысленно свидетельствует о том, что петрофитные и некоторые другие виды имеют такие же, как у галофитов, биологические особенности, что обус-

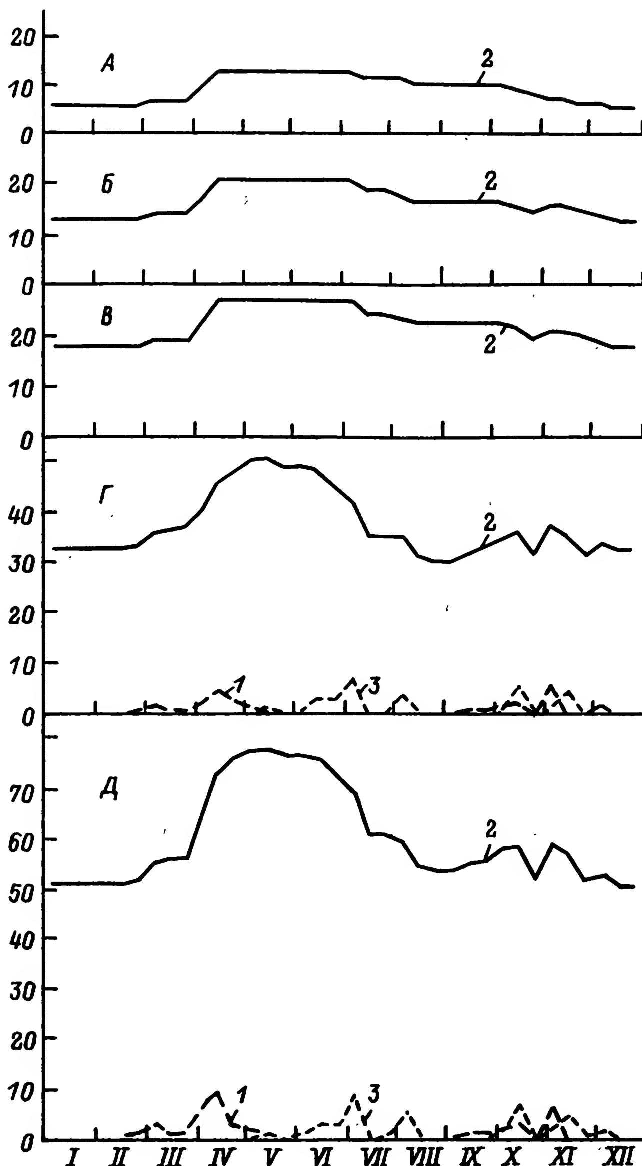


Рис. 1. Кривые вегетации прибрежной растительности заповедника «Мыс Мартьян» по фракциям флоры (подекадные суммы вегетирующих видов), 1991—1992 гг.

А — аборигенные галофиты; *Б* — то же с добавлением петрофитов среднего обилия; *В* — то же с добавлением петрофитов низкого обилия; *Г* — мигранты из дубово-можжевелового леса; *Д* — вся флора. Виды: *1* — вступающие в вегетацию, *2* — вегетирующие, *3* — завершающие вегетацию. Здесь и на рис. 2—4: по осям абсцисс — месяцы; по осям ординат — количество видов, шт.

ловливает их развитие на пляже. Значит, их можно рассматривать в качестве органических компонентов пляжной растительности, характеризующих процесс неоценогенеза в настоящее время.

Мы рассчитали кривые вегетации растительности формирующихся дюн Азовского побережья Керченского п-ова Крыма для колосняково-катрановой ассоциации (Leymus racemosus [+ Melilotus tauricus]—Crambe maritima) (Голубев, Сова, 1988) и Арабатской стрелки для колосняково-распростертоподмареннико-

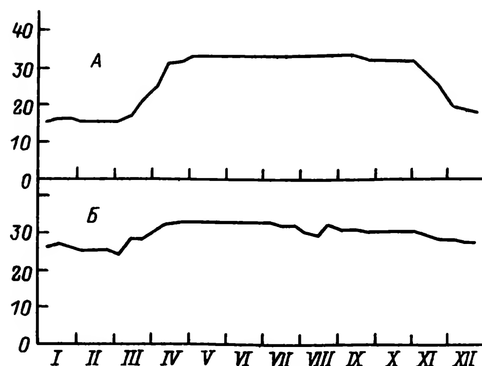


Рис. 2. Кривые вегетации растительности формирующихся дюн Азовского побережья Крыма (подекадные суммы вегетирующих видов).

А — Керченский п-ов, район пос. Мысовое, 1984—1985 гг.; *Б* — Арабатская стрелка, район пос. Соляное, 1981—1983 гг.

вой ассоциации (Leymus racemosus [+ Elytrigia bessarabica]—Galium humifusum) (Голубев, Большакова, 1991), видовой состав которых упорядочили путем исключения сорных эфемеровых элементов. В первой ассоциации из 51 вида оставили 33, во второй из 48 видов — тоже 33. Кривые подекадных сумм вегетирующих видов в течение года представлены на рис. 2, *А*, *Б*. Изображенные на нем кривые по своей форме весьма сходны друг с другом и с кривой вегетации аборигенных галофитов пляжа заповедника «Мыс Мартьян» (рис. 1, *А*).

Эти данные свидетельствуют об единстве и тождественности ритмики развития, в частности вегетации, прибрежной коренной галофитной растительности Черного и Азовского морей и расположенного в удалении от морского берега галофитного луга. Высокое и стабильное число вегетирующих видов на протяжении всего теплого времени весенне-летне-осеннего сезона объясняется постоянным наличием неглубоких грунтовых вод, пригодных для жизнедеятельности галофитов. Можно предположить, что такие черты ритмики присущи растительности побережий и других морей и озер южных регионов Северного полушария.

Кривая вегетации IV фракции видов пляжа заповедника имеет уже совершенно иной вид (рис. 1, *Г*). Наблюдаются два подъема кривой: первый охватывает период с 3-й декады апреля по 1—2-ю декады июня, второй — октябрь и первые 2 декады ноября. Эта кривая подобна кривой вегетирующих видов дубово-можжевелового леса заповедника «Мыс Мартьян», расположенного на южном береговом склоне и на третьей приморской террасе на высоте до 100 м над ур. м. (рис. 3). Правда, для леса первый максимум вегетации несколько смещен на более ранние сроки — апрель и май, а второй — на 3-ю декаду сентября и по продолжительности совпадает с рассматриваемой

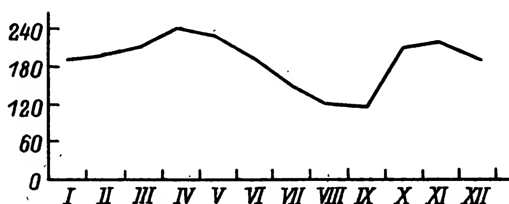


Рис. 3. Кривая вегетации дубово-можжевелового леса заповединика «Мыс Мартьян» (месячные суммы вегетирующих видов), 1990—1991 гг.

фракцией пляжной флоры. Вполне четко определяется летне-раннеосенний минимум вегетирующих видов данной фракции пляжной флоры, приходящийся на период со 2-й декады июля по сентябрь. В дубово-можжевеловом лесу этот минимум также четко выражен, но менее длителен и приходится на август и половину сентября. Выше было показано, что в IV фракции пляжной флоры доминируют мигранты из дубово-можжевелового леса. Естественно, что и кривые развития этой флоры будут приближаться к кривым указанного леса. Но более влажные условия пляжа способствуют некоторому продлению периода вегетации, что и отразилось на кривой вегетации IV фракции.

Изучая интегральную кривую вегетации всей флоры (V фракция) пляжной растительности (рис. 1, *Д*), можно обнаружить наличие двух максимумов вегетации (2-я декада апреля—июнь и октябрь—ноябрь), столь же растянутых, как и в предыдущей фракции. В то же время летний минимум вегетации (2-я декада июля—сентябрь) не так глубок, как в дубово-можжевеловом лесу. Зимний минимум числа вегетирующих видов (51—52 вида) глубже летнего (54—61 вид). Летний минимум более растянут во времени, нежели минимум дубово-можжевелового леса. Таким образом, общая кривая динамики количества вегетирующих видов пляжной растительности зависит от особенностей вегетации коренных галофитов, мигрантов из дубово-можжевелового леса, некоторых степных и рудеральных видов. В ней совмещены особенности всех рассмотренных ранее кривых отдельных фракций флоры пляжа в результате их интеграции.

Особенности цветения растительности пляжа выявляются на кривых подекадных сумм видов, зацветающих, цветущих и отцветающих, по 3 первым фракциям флоры и по всей совокупности таксонов (V фракция), за исключением IV фракции, поскольку она, как следует из предыдущего анализа, корректно отображена в интегральной кривой (рис. 1).

Начало цветения аборигенных галофитов пляжа отмечается в 1-й декаде апреля [2] (рис. 4, *А*). Кривая цветения заметно поднимается во 2-й декаде мая, с незначительными колебаниями предельных значений доходит до 1-й декады октября и при минимальных значениях в 1-й декаде декабря опускается на ось абсцисс во 2-й декаде декабря.

Для II и III фракций флоры пляжа кривые цветения мало отличаются от кривых аборигенных галофитов (I фракция). Только начало цветения сдвигается на 1-ю декаду марта за счет раннего зацветания *Euphorbia rigida* (рис. 4, *Б*, *В*). Резкий подъем кривой цветущих видов наблюдается также в 3-й декаде апреля; эта кривая достигает высокого значения во 2-й декаде мая, сохраняя его до конца сентября. Резкий спад происходит во 2-й декаде октября. За исключением мелких колебаний, все эти 3 кривые цветущих видов по существу одновершинны, причем максимальный уровень поддерживается длительный период — с середины мая по сентябрь. В этом можно усматривать полное тождество кривых цветения и вегетации, находящихся в закономерной связи с экологическим режимом пляжной приморской зоны.

Надо заметить, что продолжительное цветение ряда петрофитных (*Centaurea sterilis*, *Chondrilla juncea*, *Oberna cserei*, *Parietaria officinalis*) и рудеральных (*Rapistrum rugosum*, *Sonchus oleraceus*) растений обеспечивается за счет продленного вторичного цветения, когда в области первичного соцветия образуются новые боковые побеги, формирующие цветы. Подобный характер длительного цветения наблюдается и у некоторых аборигенных галофитов (*Brassica jancea*, *Galium humifusum*, *Glaucium flavum*, *Lactuca tatarica*, *Senecio bicolor*). Это растения с лабильным типом структуры надземных побегов и цветения, отличающиеся от растений квантованного типа, со строго

---

[2] Материал настоящей статьи базируется на фенологических наблюдениях 1991—1992 гг., но привлекались и данные наблюдений прошлых лет.

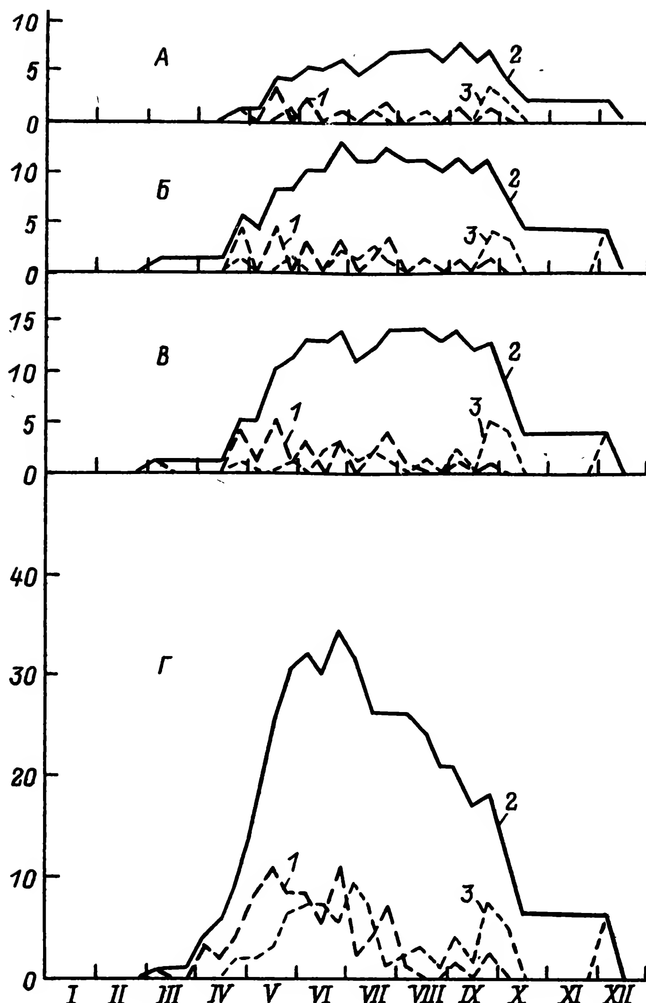


Рис. 4. Кривые цветения прибрежной растительности заповедника «Мыс Мартьян» по фракциям флоры (подекадные суммы видов), 1991—1992 гг.

А — аборигенные галофиты; *Б* — то же с добавлением петрофитов среднего обилия; *В* — то же с добавлением петрофитов низкого обилия; *Г* — вся флора. Виды: *1* — зацветающие, *2* — цветущие, *3* — отцветающие.

фиксированными развитием структуры надземных побегов и временем цветения.

Точно такой же характер кривой цветущих видов присущ и растительности галофитного луга (Голубев, Сова, 1992). Сходство распространяется и на двухвершинность (с учетом основных подъемов) кривых зацветающих и отцветающих видов. Только на пляже максимумы зацветающих видов приурочены ко 2-й декаде мая и 3-й декаде июля, на голофитном же лугу — к 3-й декаде мая и 3-й декаде августа; максимумы отцветающих видов пляжа падают на 3-ю декаду июня и 3-ю декаду сентября, а на галофитном лугу — на 1-ю декаду июня и 3-ю декаду сентября.

Кривая цветущих видов растительности формирующихся дюн (ассоциация Leymus racemosus [+ Melilotus tauricus]—Crambe maritima) Азовского побережья Керченского п-ова имеет высокие значения с июня по сентябрь (Голубев, Сова, 1988), т. е. схожа с кривыми цветения рассмотренных фракций видов

растительности пляжа заповедника «Мыс Мартьян». Кривая цветущих видов колосняково-распростертоподмаренниковой ассоциации (Leymus racemosus [+ Elytrigia bessarabica]—Galium humifusum) Арабатской стрелки характеризуется высокими показателями с мая по сентябрь (Голубев, Волкова, 1985), т. е. почти целиком воспроизводит кривую цветения обсуждаемых фракций видов растительности пляжа заповедника.

Для полного видового состава растительности пляжа (V фракция) кривая цветущих видов существенно изменяется, плато ее максимума заметно сужается и приходится лишь на 3-ю декаду мая—1-ю декаду июля. Здесь сказывается влияние особенностей ритмики цветения мигрантов из дубово-можжевелового леса, для кривой цветения которых характерен еще более узкий максимум, падающий на апрель—июнь, с узким пиком в 3-й декаде мая (Голубева, 1980). Интеграция видов с растянутым и узколокализованным периодом цветения и создает тот эффект, который отражен на кривой цветущих видов растительности пляжа.

Как следует из приведенных материалов, выделение в составе видов пляжной растительности побережья Черного моря на территории заповедника «Мыс Мартьян» группы аборигенных галофитов и растений другой эколого-ценотической природы, выдерживающих засоление и распространенных на значительной части пляжа, а также группы мигрантов из дубово-можжевелового леса, приуроченных к контактной зоне прислоненного пляжа и берегового клифа, позволило раскрыть сущность эколого-биологических особенностей растительности, выявить черты ее географических и систематических характеристик. Установлена общность кривых вегетации и цветения группы аборигенных галофитов пляжа и аналогичных кривых растительности засоленного луга и формирующихся дюн на Азовском побережье Керченского п-ова и Арабатской стрелке, заключающаяся в длительном максимуме вегетации и цветения, захватывающем почти весь теплый период весенне-летне-осеннего сезона, что объясняется благоприятным режимом увлажнения грунта. Можно надеяться на то, что «послойный съем информации» с разных флористических комплексов растительных сообществ позволит устанавливать новые эколого-биологические, ареалогические, систематические и иные параметры для более глубокого анализа сложения, природы и генетических связей синтаксонов.

Необходимо соблюдать строгий режим заповедания изученного пляжа как уникальной модели геоценотических и флористических процессов в зоне действия прибойного потока, подверженного сезонной и разногодичной динамике. В результате мощной бури, разыгравшейся на море 14—15 ноября 1992 г., небывалым прибойным накатом волн была уничтожена вся описанная в статье растительность, а в структуре каменных наносов пляжа резко увеличилось количество крупной гальки и валунов. Были полностью смыты песчаные и мелкоземные отложения, «освежен» береговой клиф, возникли новые и углубились ранее существовавшие волноприбойные ниши. Во многих местах отпрепарирован таврический флиш (ритмически переслаивающиеся отложения песчаников, алевролитов и аргиллитов). Подобной силы прибойного потока я не наблюдал в течение 28 предшествующих лет, прожитых мною в Никитском саду. Крайне важно организовать систематическое изучение восстановления пляжной растительности заповедника в последующие годы. Мною описано состояние растительности пляжа в первый год после ее уничтожения — летом 1993 г. В дальнейшем начатые наблюдения будут продолжены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. К методике составления кривых цветения растительных сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 90—97.

Голубев В. Н. Фитоценотическая и эколого-биологическая структура петрофитной луговой степи предгорного Крыма // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1978. Т. 4. № 5. С. 449—456.
Голубев В. Н. Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор. Ялта, 1981. 29 с.
Голубев В. Н. К методике изучения ритмики вегетации растительных сообществ // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1983. Вып. 52. С. 10—14.
Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 5770-84. 217 с.
Голубев В. Н., Волкова Т. А. Эколого-биологическая структура растительности песчаной степи и галофитных сообществ Присивашья. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1985. № 7177-В85. 233 с.
Голубев В. Н., Большакова Т. А. Фенология антофитов — компонентов растительности формирующейся дюны, песчаной степи и галофитных сообществ Арабатской стрелки Крыма. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991. № 2804-В91. 134 с.
Голубев В. Н., Сова Т. В. Эколого-биологическая структура кустарниковых, галофитно-луговых фитоценозов и растительности формирующихся дюн Керченского полуострова Крыма. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 6321-В88. 174 с.
Голубев В. Н., Сова Т. В. Эколого-биологическая структура галофитных лугов Керченского полуострова Крыма // Раст. ресурсы. 1992. Т. 28. Вып. 4. С. 15—27.
Голубева И. В. Ритм сезонного развития компонентов можжевеловой формации заповедника «Мыс Мартьян» в связи с эколого-биологическим изучением сообществ // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1980. Т. 81. С. 21—35.
Корженевский В. В., Клюкин А. П. Растительность абразионных и аккумулятивных форм рельефа морских побережий и озер Крыма. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 3822-В90. 108 с.
Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 15 III 1993

SUMMARY

Beach vegetation is formed by aborigen halophytes, petrophytes, species-migrants of neighbouring oak-juniper forest, and others. The rhythm of the beach vegetation development shows similarity with that of the halophytic meadows and the raising dune vegetation in Kerch peninsula and Asov coast of the Crimea.

УДК 58.579

И. А. Губанов, Т. П. Баландина

МОНГОЛЬСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ГЕРБАРИЯ МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА [1]

I. A. GUBANOV, T. P. BALANDINA. MONGOLIAN COLLECTION OF THE MOSCOW UNIVERSITY HERBARIUM

Приведена информация об инвентаризации фондов Гербария МГУ, собранных на территории Монголии. Всего на 1 сентября 1993 г. в МГУ хранится 25 260 гербарных листов, представляющих 2308 видов сосудистых растений из 574 родов и 124 семейств. Среди них 118 типовых образцов, относящихся к 63 видам, подвидам и разновидностям. Самые ранние сборы датированы 1903 г., самые свежие — 1991 г.

[1] Работа выполнена по программе «Университеты России» при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса.

Широко известен большой вклад российских ученых и путешественников в изучении флоры и растительности Внешней Монголии, т. е. современного государства Монголия (Грубов, 1955; Губанов, Камелин, 1988б; Gubanov, Hilbig, 1989). Естественно, что и гербарные сборы с ее территории сконцентрированы в значительной мере в России. Особенно велика коллекция монгольских растений в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) в Санкт-Петербурге (LE). На ее основе В. И. Грубов (1955) составил конспект флоры территории Монголии, а позже — определитель монгольских растений (Грубов, 1982), который до сих пор остается самой полной флористической сводкой для этой страны.

Гербарий, собранный в Монголии, представлен и в других российских учреждениях. В частности, в Центральном сибирском ботаническом саду в Новосибирске (NS) хранится довольно большой гербарий, собранный Л. И. Малышевым, А. А. Чепурновым и их коллегами в Прихубсугулье в 1971—1975 гг. Гербарий им. П. Н. Крылова Томского университета (TK) располагает коллекцией растений из Западной Монголии, которую собрали в начале XX столетия П. Н. Крылов и В. В. Сапожников. Имеются гербарии монгольских растений в Главном ботаническом саду РАН в Москве (MHA), в Иркутском и Башкирском университетах и некоторых других российских хранилищах.

Крупной коллекцией монгольских растений располагает Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW). Как нам представляется, сейчас эта коллекция по полноте и разнообразию сборов занимает в нашей стране второе место после коллекции в Санкт-Петербурге. К тому же она не дублирует, а хорошо дополняет петербургскую. Авторы данного сообщения провели полную инвентаризацию отдела монгольской флоры Гербария МГУ. Краткие итоги этой работы подведены в настоящем сообщении. Полагаем, что они окажутся полезными для всех ботаников, занимающихся изучением растительного покрова как самой Внешней Монголии, так и прилежащих к ней территорий России, Китая, Казахстана.

Начало монгольской коллекции в Гербарии МГУ положили обширные сборы Н. В. Павлова, участвовавшего в полевых работах экспедиции П. К. Козлова в 1924 и 1926 гг. Свои материалы Павлов обрабатывал в основном в Гербарии МГУ. Значительную часть прекрасного монгольского гербария он подарил Московскому университету (другая часть его хранится в БИН). В настоящее время в МГУ мы насчитали 2267 гербарных листов из собрания Павлова. Бóльшую часть коллекции составляют превосходные сборы самого Павлова, снабженные четкими этикетками, примерно десятую часть — сборы коллекторов Е. П. Горбуновой, В. И. Дадочкина, С. А. Кондратьева и др. Качество этих образцов похуже, да и содержание большинства этикеток оставляет желать лучшего. В целом павловская коллекция представляет большую научную ценность. В определении растений принимали участие такие известные российские систематики, как М. М. Ильин, В. И. Кречетович, Д. И. Литвинов, Р. Ю. Рожевиц, П. А. Смирнов, Б. А. Федченко, С. В. Юзепчук и многие другие. По монгольским сборам Павлова описаны 16 новых для науки видов, 1 подвид и 3 разновидности. Типовые образцы их находятся в MW и LE.

Однако сборы Н. В. Павлова и его современников — не самые старые в Гербарии МГУ. У нас хранится 246 гербарных листов, собранных К. И. Мейером в Северной Монголии в 1912 г. Изучая альгофлору оз. Байкал, он совершал кратковременные экскурсии по ближним и дальним окрестностям этого озера. Некоторые маршруты проходили и по Северной Монголии. Вероятно, основная часть собранных там растений хранится в Гербарии Московского государственного педагогического университета (MOSP), поскольку тогда Мейер был сотрудником Высших женских курсов — учебного заведения —

предшественника современного Педуниверситета. Но часть своих сборов он передал и в Гербарий МГУ. К сожалению, внимание исследователей монгольской флоры эти сборы не привлекали. А между тем, как мы установили, в коллекции Мейера в МГУ содержится по крайней мере 2 вида растений, не учтенных в сводках Грубова (1955, 1982), — *Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge и *Doronicum altaicum* Pall. (Губанов, 1984; Камелин и др., 1992).

Хранится в нашем Гербарии и еще более ранняя коллекция А. Остроухова из Монголии, в коллекции насчитывается 60 листов, собранных в 1903 г. Она обнаружена нами совсем недавно среди неразобранных коллекций в виде альбома. К сожалению, она имеет общую этикетку для всех сборов: «Северный и восточный берег оз. Косогола» и содержит самые обыкновенные для Северной Монголии виды, поэтому не представляет существенного научного интереса.

До конца 70-х годов монгольская коллекция Гербария МГУ почти не увеличивалась. К образцам Н. В. Павлова и К. И. Мейера добавилось всего лишь несколько гербарных листов злаков, переданных А. А. Юнатовым для определения П. А. Смирнову. Незначительное пополнение произошло также за счет сборов монгольских студентов, обучавшихся в разные годы в МГУ. Среди этих сборов выделяется хороший гербарий Л. Удвал (ныне сотрудницы Монгольского университета), в котором насчитывается более 100 листов, собранных ею в Северном Прихубсугулье в 1977—1978 гг.

Последующее пополнение гербария монгольской флоры в МГУ связано с деятельностью Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР. Один из авторов настоящего сообщения (И. А. Губанов) принимал активное участие в полевых работах экспедиции с 1978 г. Ему посчастливилось в течение 13 полевых сезонов работать по 2—4 месяца в разных районах Монголии. Первые 8 сезонов (1978—1985 гг.) полевые работы проходили в составе териологического отряда экспедиции и на горно-степном стационаре в Восточном Хангае, а последние 5 — во флористическом отряде, которым руководили Р. В. Камелин (1987, 1988, 1990, 1991 гг.) и В. И. Грубов (1989 г.). В ходе работ удалось покрыть маршрутами почти всю территорию Внешней Моголии, посетить интереснейшие в ботаническом отношении районы (в том числе пограничные с Китаем), откуда до сих пор гербарные сборы либо были очень малочисленны, либо отсутствовали вообще.

Вместе с коллегами по флористическому отряду Р. В. Камелиным, А. Л. Буданцевым, Э. Ганболдом, Ш. Дариймой, В. И. Грубовым и др. удалось собрать очень неплохой гербарий, составляющий примерно 40 тыс. листов. Среди сборов находки нескольких родов и множество видов, новых для флоры всей Внешней Монголии и ее отдельных ботанико-географических районов; многие образцы послужили типами новых для науки таксонов. Опубликована серия статей и монографий, существенно дополняющая сводки Грубова (1955, 1982) и позволяющая поколебать бытовавшее мнение о флористической бедности Монголии. В обобщающих статьях (Губанов, Камелин, 1988а, 1992; Камелин, Губанов, 1993) перечислены новинки монгольской флоры и дан ее анализ.

Гербарий, собранный флористическим отрядом Советско-Монгольской экспедиции в 1987—1991 гг., передан на постоянное хранение в основном в три ботанических учреждения — БИН РАН (LE), МГУ (MW) и Институт ботаники АН Монголии (OBA). На долю МГУ пришлось примерно 10 тыс. листов. Кроме того, Гербарий МГУ существенно пополнился личными сборами И. А. Губанова в Монголии, выполненными им во время работы в териологическом отряде той же экспедиции в 1978—1985 гг. Они составляли более 9 тыс. листов. В МГУ передали также часть собранного ими гербария сотрудники других отрядов и стационаров экспедиции: И. А. Банникова, А. П. Безделова, З. Г. Буевич, Н. П. Гуричева, Н. И. Дорофеюк, О. В. Журба, Т. И. Казанцева, Г. Н. Огуреева, В. Т. Соколовская и др. В итоге за счет сотрудников Совет-

ско-Монгольской биологической экспедиции фонды монгольской коллекции Гербария МГУ возросли почти на 22 тыс. листов. Отрадно, что весьма значительную часть собранного гербария определили (или подтвердили определения) монографы соответствующих семейств и родов Е. Б. Алексеев, А. Е. Бородина-Грабовская, В. М. Виноградова, В. Н. Ворошилов, Ш. Дариймаа, Т. В. Егорова, Л. И. Иванина, Р. В. Камелин, Ю. П. Кожевников, С. Ю. Липшиц, В. С. Новиков, М. Г. Пименов, А. К. Скворцов, В. Н. Тихомиров, Н. Улзийхутаг, Н. С. Филатова, Н. В. Фризен, Н. Н. Цвелев, Б. А. Юрцев, J. Soják и др.

В результате проведенной нами полной инвентаризации выяснилось, что в монгольской коллекции Гербария МГУ в настоящее время насчитывается более 25 тыс. листов из всех ботанико-географических районов и административно-территориальных единиц Монголии.[2] Особенно значительны сборы из Хангайского горного массива, Монгольского Алтая, с западных отрогов Хингана, из долины р. Халхин-гол, с хр. Эрэн-Даба, расположенного в Даурии, с гор Байтаг-Богдо на юго-западной границе Монголии с Китаем. Все образцы наклеены на прочную бумагу форматом 29 × 45 см, снабжены подробными этикетками, многие листы имеют картосхемы территории Монголии с обозначением точек сбора. Размещена коллекция в стандартных гербарных шкафах. Ей обеспечены надежное хранение и защита от вредителей, в то же время она доступна специалистам для просмотра и работы. С удовлетворением отмечаем, что ее активно используют авторы таких сводок, как «Растения Центральной Азии», «Флора Сибири», а также монографы ряда таксонов.

Из 124 семейств (понимаемых достаточно узко), представители которых встречаются во Внешней Монголии, в Гербарии МГУ имеются образцы 114 семейств, т. е. 91.9%. Для 90 семейств, т. е. 72.6% от их общего числа, в МГУ представлено все родовое разнообразие монгольской флоры, а для 52 семейств, т. е. 41.9%, — и все их видовое разнообразие. Отсутствуют у нас образцы растений 8 семейств, имеющих в Монголии всего по 1 виду: *Cryptogrammaceae, Najadaceae, Scheuchzeriaceae, Ceratophyllaceae, Capparidaceae, Oxalidaceae, Frankeniaceae, Lythraceae,* а также *Nymphaeaceae* с 3 видами и *Droseraceae* — с 2.

Из 648 родов (понимаемых довольно широко), зарегистрированных в Монголии, в МГУ представлен гербарий 574 родов, т. е. 90.1%. Как и в случае с семействами, отсутствуют преимущественно образцы родов, имеющих в Монголии по 1 виду. В то же время 400 родов, т. е. 61.7% их общего числа, представлены в МГУ полным набором входящих в них видов. Правда, и среди них преобладают роды с 1—3 видами. Перечислим роды, имеющие во флоре Монголии по 5 и более видов, представленных в коллекциях нашего Гербария в полном составе: *Stellaria* (18 видов), *Caragana* (13), *Delphinium* (13), *Iris* (13), *Euphorbia* (12), *Geranium* (10), *Cerastium* (9), *Cirsium* (9), *Clematis* (9), *Ephedra* (9), *Galium* (9), *Primula* (9), *Linaria* (8), *Scutellaria* (8), *Thalictrum* (8), *Leymus* (7), *Peucedanum* (7), *Aquilegia* (6), *Helictotrichon* (6), *Medicago* (6), *Minuartia* (6), *Populus* (6), *Achillea* (5), *Alopecurus* (5), *Atriplex* (5), *Campanula* (5), *Cleistogenes* (5), *Convolvulus* (5), *Dryas* (5), *Glycyrrhiza* (5), *Lactuca* (5), *Lilium* (5), *Lonicera* (5), *Rhododendron* (5), *Sanguisorba* (5), *Thesium* (5 видов). Еще 28 полиморфных родов монгольской флоры, имеющих в своем составе от 104 (*Artemisia*) до 17 видов (*Calamagrostis, Chenopodium, Elymus, Dracocephalum*), также достаточно хорошо представлены в нашей коллекции (например, *Artemisia* — 96 видов, т. е. 92.3%; *Calamagrostis, Chenopodium, Elymus* — по 14 видов, т. е. 82.4%; *Dracocephalum* — 15 видов,

[2] Мы располагаем подробными сведениями о том, как в Гербарии МГУ представлены отдельные семейства, роды и виды, но ограниченность объема данного сообщения не позволяет обнародовать эти данные.

т. е. 88.2%). Менее всего представлены роды *Taraxacum* (всего во флоре 45 видов, в Гербарии МГУ 28 видов, т. е. 62.2%) и *Potentilla* (66, 45 и 68.2% соответственно).

Из 2814 видов, зарегистрированных в настоящее время во флоре Монголии (многие из них, правда, целесообразнее рассматривать в ранге подвидов), в Гербарии МГУ хранятся образцы 2308 видов. Представленность таксонов видового ранга равна, следовательно, 81.7%. Значительную долю отсутствующих видов составляют такие, которые собраны в Монголии всего по 1 разу преимущественно немецкими, венгерскими и монгольскими ботаниками. Лишь немногие виды представлены у нас 1—3 гербарными листами, обычно же каждый вид собран в большом числе экземпляров из разных местонахождений и различных местообитаний, а также в разные фазы развития. В среднем на каждый из имеющихся у нас 2308 видов приходится 10.9 гербарных листов.

В последнее время предпринимаются попытки расчетов числа собранных гербарных листов на единицу площади. Площадь территории Монголии 1565 тыс. км^2. Несложный подсчет показывает, что в Гербарии МГУ хранится 16.1 листов на каждые 1000 км^2 территории Внешней Монголии.

Результаты инвентаризации монгольской коллекции Гербария МГУ оформлены в виде компьютерной базы данных в среде СУБД «PARADOX» V. 3.0. База данных включает в себя следующую информацию: 1) названия семейств, родов, видов и подвидов (с указанием авторов таксонов); 2) главнейшие синонимы, встречающиеся в литературе по флоре Монголии; 3) распространение каждого вида и подвида по 16 ботанико-географическим районам Внешней Монголии, принятым в «Определителе...» Грубова (1982); 4) ссылки на литературу для таксонов, найденных в Монголии в последние годы и не числящихся в названном выше определителе; 5) жизненная форма каждого вида и подвида; 6) особо отмеченные эндемики, субэндемики и таксоны, описанные с территории Внешней Монголии; 7) число гербарных листов каждого таксона, хранящихся в MW. Планируется включить базу данных по монгольской коллекции в общую базу данных обо всех гербарных коллекциях MW, которая сейчас создается.

Особую ценность монгольской коллекции придает наличие в ней значительного числа типовых образцов. Они хранятся в отдельном фонде вместе с аутентиками из других регионов. Считаем полезным перечислить их (к сожалению, из-за ограниченности объема не можем процитировать источники первоописаний). Итак, в Гербарии МГУ хранится типовой материал следующих таксонов, описанных из Внешней Монголии: *Agropyron confusum* Roshev. (синтип), *Bromopsis ubsunurica* Tzvel. (изотип), *Bromus pavlovii* Roshev. (паратип), *Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin. var. *decipiens* Litv. (голо- и изотип), *Festuca venusta* St.-Yves (изотип), *Poa ruida* Litv. var. *mongholica* Litv. (голотип, по свидетельству Н. Н. Цвелева, данный образец — типичный *P. attenuata* Trin. s. str.), *Sesleria pavlovii* Litv. (изотип; и этот образец, по свидетельству Н. Н. Цвелева, — *P. attenuata* Trin. s. str.), *Stipa glareosa* P. Smirn. (голотип и 2 паратипа), *S. grandis* P. Smirn. (голотип), *Juncus gerardii* Lois. var. *ubsunuricus* V. Novikov (голотип), *J. grubovii* V. Novikov (голотип), *J. orchonicus* V. Novikov (голо-, изо- и паратип), *Luzula changaica* V. Novikov (голо- и изотип), *L. spicata* (L.) DC. subsp. *mongolica* V. Novikov (голотип), *Coryspermum chinganicum* Iljin var. *microcarpum* Iljin (синтип), *C. mongolicum* Iljin (синтип), *Aconitum gubanovii* A. Luferov et Worosch. (голо-, изотип и 4 паратипа), *Aquilegia ganboldii* R. Kam. et Gubanov (2 изотипа), *A. × gubanovii* R. Kam. (голо- и паратип), *Delphinium changaicum* Frisen (голотип), *D. gubanovii* Frisen (голо- и изотип), *Papaver baitagense* R. Kam. et Gubanov (голо-, изотип и 5 паратипов), *P. changaicum* R. Kam. (голотип), *P. rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lunstr. subsp. *chalchorum* R. Kam. (изотип), *Prionotrichon kamelinii* Botsch. (изотип), *Alchemilla changaica* V. Tichomirov

(голотип, 2 изотипа и 9 паратипов), *A. gubanovii* V. Tichomirov (голотип), *A. pavlovii* Juz. (паратип), *Dryas punctata* Juz. (паратип), *Potentilla chalchorum* Soják (паратип), *Rosa baitagensis* R. Kam. et Gubanov (голо- и изотип), *Astragalus banzragczii* Ulzij. (голотип), *A. gobi-altaicus* Ulzij. (6 паратипов), *A. gubanovii* Ulzij. (голо- и паратип), *A. pavlovii* B. Fedtsch. et N. Basil. (изотип), *A. pseudochorinensis* Ulzij. (паратип), *A. pseudovulpinus* Sancz. ex Ulzij. (2 паратипа), *A. tamiricus* Ulzij. (изотип), *Caragana alaschanica* Grub. (изотип), *Oxytropis changaica* B. Fedtsch. et N. Basil. (голотип), *O. kossinskyi* B. Fedtsch. et N. Basil. (изотип), *O. lavrenkoi* Ulzij. (голо-, изо- и паратип), *O. pavlovii* B. Fedtsch. et N. Basil. (голотип), *Seseli grubovii* V. Vinogradova et Sancz. (3 паратипа), *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Benth. (изолектотип), *Lamium album* L. subsp. *orientale* R. Kam. et A. Budantz. (изотип), *Molucella mongholica* Turcz. ex Ledeb. (синтип), *Scutellaria grandiflora* Sims subsp. *gymnosperma* R. Kam. et Gubanov (голо- и изотип), *Euphrasia syreitschikovii* Govor. (голотип), *Plantago komarovii* Pavl. (голотип), *Adenophora changaica* Gubanov et R. Kam. (голотип), *Artemisia arschantinica* Darjima (изотип), *A. davazamczii* Darjima et R. Kam. (4 паратипа), *A. mongolorum* Krasch. subsp. *gobica* Krasch. (синтип), *A. santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch. subsp. *stepposa* Darjima (2 паратипа), *A. vulgaris* L. subsp. *inundata* Darjima (паратип), *Aster sanczirі* R. Kam. et Gubanov (голотип), *Olgaea conglobata* Iljin (голотип), *Saussurea gubanovii* R. Kam. (голотип на 2 листах), *S. propinqua* Iljin (2 синтипа), *Taraxacum selengensis* Tzvel. (изотип), *T. submacilentum* Tzvel. (изотип), *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebbins subsp. *tenuicaulis* Babc. et Stebbins (5 паратипов).

Всего в Гербарии МГУ в настоящее время хранится 118 гербарных листов аутентиков из Внешней Монголии, относящихся к 63 таксонам цветковых растений. Конечно, самая важная их часть — голотипы 24 видов, 2 подвидов и 2 разновидностей, а также изотипы 19 видов, 3 подвидов и 1 разновидности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.—Л., 1955. 308 с. (Тр. Монгольск. комиссии АН СССР. Вып. 67).

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л., 1982. 442 с.

Губанов И. А. Новые материалы по флоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 3. С. 80—86.

Губанов И. А., Камелин Р. В. Материалы к флоре Монгольской Народной Республики: новые сосудистые растения, выявленные в МНР в последние годы // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино, 1988а. С. 189—217.

Губанов И. А., Камелин Р. В. Очерк истории флористических исследований Монгольской Народной Республики // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино, 1988б. С. 169—189.

Губанов И. А., Камелин Р. В. Новые сосудистые растения флоры Монгольской Народной Республики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 119—130.

Камелин Р. В., Губанов И. А. Флора Монголии и ее анализ: гетерогенность состава, географические элементы, спектр биоморф // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 1. С. 59—71.

Камелин Р. В., Губанов И. А., Дариймаа Ш., Ганболд Э. Флористические новинки из Внешней Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 60—71.

Gubanov I. A., Hilbig W. Entwicklung und Stand der Erforschung der Gefässpflanzenflora der Mongolischen Volksrepublik // Erforsch. biol. Ress. MVR. Halle (Saale). 1989. Bd 7. S. 127—146.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Получено 6 X 1993

SUMMARY

The information about the herbarium collection of Mongolian plants in Moscow University is presented. The collection numbers 25 260 herbarium sheets of 2308 species of higher plants from 547 genera and 124 families by the 1 September 1993. There are 118 type specimens pertaining to 63 species, subspecies and varieties. The earliest collections date from 1903, the latest — 1991.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.734 (479)

В. Н. Гладкова

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *COTONEASTER* (*ROSACEAE, MALOIDEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

V. N. GLADKOVA. A TAXONOMIC REVISION OF THE GENUS *COTONEASTER* (*ROSACEAE, MALOIDEAE*) OF THE CAUCASUS FLORA

Приведены ключ для определения и конспект видов рода *Cotoneaster* флоры Кавказа.

В работе излагаются результаты критической ревизии рода кизильник (*Cotoneaster*) флоры Кавказа. Список дикорастущих видов рода приводится с указанием их распространения по районам, принятым для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). При видах цитируется первоисточник и в случае расхождения с обработками рода в основных кавказских «флорах» (Медведев, 1919; Гроссгейм, 1952; Прилипко, 1954; Федоров, 1958; Галушко, 1980; Давлианидзе, 1980) даются синонимы.

В роде кизильник, распространенном в умеренных областях и горах Евразии и Северной Африки, насчитывается свыше 100 видов. Центром происхождения и развития рода являются горные области Китая и Гималаи, где сосредоточено большинство древних диплоидных видов рода.

Во флоре Кавказа род представлен, по нашим данным, 11 видами, из которых 6 — эндемики этого региона и примыкающих районов Турции. Большинство кавказских кизильников — полиплоиды (Гладкова, 1968), этим подтверждается вторичная природа кавказского очага видообразования рода.

Cotoneaster Medic.
1789, Philos. Bot. 1 : 154.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДИКОРАСТУЩИХ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ

1. Цветки розоватые, с прямостоячими лепестками, на поникающих ножках. Плоды обычно с 3 косточками . . . . 2.
\+ Цветки белые, с простертыми лепестками, на прямых ножках. Плоды обычно с 2 косточками . . . . 4.
2. Соцветия 1—3-цветковые. Плоды обычно по 2 на коротких ножках, ярко-красные . . . . 3. *C. integerrimus*.
\+ Соцветия 3—15-цветковые. Плоды по 3—5 на длинных ножках, черные или красные . . . . 3.
3. Листья снизу серовойлочные, не превышают 5 см в дл. Соцветия негустые, развесистые, цветоносы сильно поникающие. Лепестки округлые, без ноготка, бело-розовые. Плоды черные с сизым налетом . . . . 1. *C. melanocarpus*.

\+ Листья снизу желтоватовойлочные, до 8 см в дл. Соцветия густые, цветоносы слабо поникающие. Лепестки с ноготком, кремовато-розовые. Плоды красные . . . . 2. *C. soczavianus.*
4. Листья коротких побегов не превышают 2—2.5 см в дл., почти округлые или обратнояйцевидные . . . . 5.
\+ Листья коротких побегов до 4 см в дл., эллиптические или яйцевидно-эллиптические . . . . 7.
5. Плоды ярко-красные . . . . 4. *C. nummularius.*
\+ Плоды черные или темно-вишневые . . . . 6.
6. Плоды темно-вишневые. Листья до 2.5 см дл., снизу с грязно-серым войлоком . . . . 6. *C. saxatilis.*
\+ Плоды буро-черные. Листья снизу с серовато-зеленым войлоком, до 2 см дл. . . . . 5. *C. morulus.*
7. Листья от обратнояйцевидных до округлых . . . . 8.
\+ Листья большей частью эллиптические . . . . 9.
8. Листья голые. Соцветия рыхлые, голые . . . . 10. *C. multiflorus.*
\+ Листья снизу войлочные. Соцветия плотные . . . . . . 9. *C. transcaucasicus.*
9. Соцветия густые, почти головчатые. Зрелые плоды красные . . . . 7. *C. racemiflorus.*
\+ Соцветия большей частью ветвистые. Плоды при полной зрелости черные . . . . 10.
10. Плоды 8—11 мм дл. Листья снизу оголяющиеся, с сохраняющимся опушением только по средней жилке . . . . 11. *C. meyeri.*
\+ Плоды 5—7 мм дл. Листья снизу войлочные . . . . 8. *C. armenus.*

Секция *Cotoneaster*

1. *C. melanocarpus* Fisch. ex Loudon, 1839, Hort. Brit. Suppl. 1 : 585. — *C. niger* Fries, 1846, Sum. Veg. Scand. 1 : 175.

Описан по культурному экземпляру из Англии.

ЦК; ВК; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Дар., Занг., Нах.; Т.

Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа, Сев., Юго-Зап. (вост. Турция), Ср. и Центр. Азия.

Примечание. В Дагестане часто встречаются экземпляры этого вида, несколько отличающиеся от типичных слабо поникающими более многоцветковыми соцветиями и плодами с 2 (3) косточками. Ю. Д. Цинзерлинг придал им статус разновидности. — **Cotoneaster melanocarpus var. daghestanicus (Zinserl.) Gladkova comb. nov.** — *C. nigra* var. *daghestanica* Zinserl., 1924, Изв. Гл. бот. сада СССР, 23 : 15.

C. melanocarpus нередко образует гибриды с другими видами кизильников. Выращивается в садах и парках.

2. *C. soczavianus* Pojark. 1955, Нов. сист. высш. раст. 17 : 179.

Описан с Сев. Кавказа. Тип: «бассейн реки Лабы, дубовый лес на юго-восточном склоне к реке М. Лабе, 14 IX 1945, В. Сочава, А. Гаврилевич, М. Шик» (LE!).

ЗЗ: Абх.; ЦК: Малк., В. Тер.

Эндемик.

3. *C. integerrimus* Medic. 1793, Gesch. d. Bot.: 85. — *C. vulgaris* Lindl. 1821, Trans. Linn. Soc. London (Bot.), 13 : 101. — *C. nefedovii* Galushko, 1967, Дер. куст. Сев. Кавк.: 216.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., (?) В. Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

Сев., Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа, Средиз., Юго-Зап. (сев. и вост. Турция, Иран) и Ср. (Казахстан, Центр. Тянь-Шань) Азия.

Примечание. Простратная форма с ребристыми побегами и мелкими плодами, описанная А. И. Галушко (1967) в качестве самостоятельного вида *C. nefedovii* (ЦК: Малк.), по нашему мнению, укладывается в рамки вариабельности *C. integerrimus*.

Секция *Chaenopetalum* Koehne

4. *C. nummularius* Fisch. et Mey. 1835, Index Sem. Hort. Petrop. 2 : 34. — *C. racemiflorus* auct. fl. cauc., non (Desf.) Booth ex Bosse: Гроссгейм, 1952, Фл. Кавк. изд. 2, 5 : 13, p. p.; Прилипко, 1954, Фл. Азерб. 5 : 32, p. p.; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 83; Давлианидзе, 1980, Фл. Груз. 6 : 20. — *C. suavis* auct. non Pojark.: Федоров, 1958, Фл. Арм. 3 : 227, p. p.

Описан из Закавказья («habitat in montibus Talüsch, in Iberia et in montibus Samamicis»). Лектотип, h. l.: «In rupestribus Talüsch. Junio, 1830, C. A. Meyer (Enum. cauc. casp. N 1527)» (LE!).

ВП: Тер.-Сул.; ЦК; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ; Т.

Средиз., Юго-Зап. (Турция, Ливан, зап. Иран, сев. Ирак) и Ср. Азия.

5. *C. morulus* Pojark. 1961, Бот. матер. (Ленинград), 21 : 177.

Описан из Закавказья. Тип: «сев.-вост. Азербайджан, в 8 км к сев. от г. Нуха, щебнисто-мелкоземистый склон с *Paliurus*, 12 IX 1949, № 1156, А. Пояркова» (LE!).

ВК: В. Сулак. Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЗЗ: Адж.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. Вид, очень близкий к распространенному в Ср. Азии и Иране *C. nummularioides* Pojark. и при более подробном изучении, вероятно, подлежащий объединению с последним. А. И. Пояркова (1954) указывает для Вост. Закавказья наряду с *C. morulus* также и *C. nummularioides*, однако на гербарном материале с этой территории разграничить 2 этих черноплодных вида не представляется возможным.

6. *C. saxatilis* Pojark. 1940, Бот. матер. (Ленинград), 8, 8 : 140.

Описан из Закавказья. Тип: «Азербайджан, окр. с. Чайкенд (район Еленендорфа), по левому берегу р. Аксу, среди скал, 26 IX 1937, № 243, А. Пояркова» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб.; ВК: Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв. (Апшерон), Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Эндемик.

7. *C. racemiflorus* (Desf.) Booth ex Bosse, 1849, Vollst. Handb. Blümengärtn. 4 : 177 («*racemiflorus*»). — *Mespilus racemiflora* Desf. 1829, Fl. Hort. Paris. ed. 3 : 409. — *Cotoneaster suavis* auct. fl. cauc., non Pojark.: Федоров, 1958, Фл. Арм. 3 : 227; Давлианидзе, 1980, Фл. Груз. 6 : 21.

Описан по культурному образцу из Франции.

ВП: Тер.-Сул.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг. Мегр.-Зан.; Т. (Лерик).

Юго-Зап. Азия (Сирия, Ливан, Ирак, Иран).

П р и м е ч а н и е. Разбитый на несколько мелких видов цикл *C. racemiflorus* s. l. представлен в горах Закавказья, по данным Поярковой (1954), особым видом *C. suavis* Pojark. Однако кавказские экземпляры этого вида, описанного из Таджикистана, заметно отличаются от среднеазиатских и имеют сходство с хранящимися в Гербарии LE переднеазиатскими, определенными G. Klotz, монографом рода *Cotoneaster*, как *C. racemiflorus* s. str. К этому последнему виду мы предварительно и относим кавказские образцы.

8. *C. armenus* Pojark. 1955, Бот. матер. (Ленинград), 17 : 202.

Описан из Закавказья. Тип: «Армения, окр. г. Ереван, на скалистых склонах близ монастыря Гехарт, в ксерофильном редколесье, 17 X 1937, № 385, А. Пояркова» (LE!).

ЮЗ: Ерев., Севан., Занг.

Эндемик.

9. *C. transcaucasicus* Pojark. 1961, Нов. сист. высш. раст. 21 : 162. — *C. obovata* Pojark. 1954, op. cit. 16 : 144, non Wall. ex Dunn (1921).

Описан из Закавказья. Тип: «Армения, Мегринский р-н, спуск к с. Лишк из с. Пирмазра, 30 IX 1936, № 733, А. Пояркова» (LE!).

ВЗ: Караб.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

10. *C. multiflorus* Bunge in Ledeb. 1830, Fl. Alt. 2 : 220.

Описан из Вост. Казахстана.

ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг. (Биченах), Мегр.-Зан.

Сев. (Алтай), Юго-Зап. (вост. Турция, вост. Афганистан), Ср. и Вост. (вост. Китай) Азия.

11. *C. meyeri* Pojark. 1955, Бот. матер. (Ленинград), 17 : 185. — *C. multiflorus* auct. fl. cauc., p. p., non Bunge: Гроссгейм, 1952, Фл. Кавк. изд. 2, 5 : 12; Прилипко, 1954, Фл. Азерб. 5 : 32.

Описан из Закавказья. Тип: «Азербайджан, окр. Кировабада (Ганджи), правый берег р. Кюрай-чай, ниже сел. Чайкенд, щебнисто-каменистый склон с редколесьем, гл. обр. из видов *Crataegus*, 27 IX 1937, № 289, А. Пояркова» (LE!).

ЦК; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Иорск.-Шек. (зап.), Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Дар., Занг.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Многие кизильники являются декоративными кустарниками, особенно эффектными осенью благодаря ярким, долго не опадающим плодам. Они широко используются в озеленении. Кроме местных видов, в альпинариях и бордюрных посадках нередко выращивают вечнозеленые и полувечнозеленые китайские и гималайские кизильники — низкие стелющиеся или распростертые мелколистные кустарники *C. horizontalis* Decne., *C. microphyllus* Lindl., *C. rotundifolius* Lindl. В одиночных посадках встречаются китайские *C. henryanus* (Schneid.) Rehd. et Wils., *C. salicifolius* Franch., гималайский *C. frigidus* Lindl. и другие виды кизильников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Деревья и кустарники Северного Кавказа. Нальчик, 1967. 535 с.

Галушко А. И. *Cotoneaster* Medic. — Кизильник // Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. С. 82—83.

Гладкова В. Н. Кариологическое изучение родов *Crataegus* L. и *Cotoneaster* Medic. (*Rosaceae, Maloideae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1263—1273.
Гроссгейм А. А. Род *Cotoneaster* Medic. — Кизильник // Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1952. Т. 5. С. 10—13.
Давлианидзе М. Т. *Cotoneaster* Medic. // Флора Грузии. 2-е изд. (На груз. яз.). Тбилиси, 1980. Т. 6. С. 18—32.
Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. 3-е изд. Тифлис, 1919. 485 с.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Пояркова А. И. Дополнение к обработке рода *Cotoneaster* Medic. во «Флоре СССР». I // Бот. матер. (Ленинград). 1954. Т. 16. С. 109—132.
Прилипко Л. И. *Cotoneaster* Medic. — Кизильник // Флора Азербайджана. Баку, 1954. Т. 5. С. 30—33.
Федоров Ан. А. *Cotoneaster* Medic. — Кизильник // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1958. Т. 3. С. 225—228.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 X 1993

УДК 582.949.1 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 3

Т. В. Крестовская

К НОМЕНКЛАТУРЕ РОДА *PANZERINA* (*LAMIACEAE*)

T. V. KRESTOVSKAYA. ON THE NOMENCLATURE OF THE GENUS *PANZERINA* (*LAMIACEAE*)

Приведены номенклатурные изменения внутривидовых таксонов рода *Panzerina*.

В 28 томе «Новостей систематики высших растений» мною (Крестовская, 1991) был опубликован конспект рода *Panzeria* Moench. К сожалению, мне была не известна статья J. Soják (1981), посвященная номенклатурным изменения в роде *Panzeria*: она опубликована в малодоступном чешском неботаническом журнале, поэтому не учтена мною при написании конспекта. Как выяснил Soják (1981), название *Panzeria* Moench является более поздним (Moench, 1794) омонимом рода *Panzeria* J. F. Gmel. из сем. *Solanaceae,* описанного J. Gmelin в 1791 г., и, следовательно, считается незаконным. В соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры Soják предложил новое название — *Panzerina*, а также сделал комбинации для 2 видов. Далее приведен краткий конспект рода *Panzerina* с необходимыми номенклатурными изменениями, касающимися внутривидовых таксонов.

Panzerina Soják

VI 1982 (1981), Čas. Nar. Muz. Prague, 150 (3-4) : 216. — *Panzeria* Moench, 1794, Meth. Pl.: 402, non J. F. Gmel. 1791, nec. *Panzera* Cothenius, 1790. — *Leonuroides* Rauschert. VIII 1982. Taxon, 31, 3 : 559.

Lectotypus: *Panzerina* lanata (L.) Soják.

1. *Panzerina canescens* (Bunge) Soják, 1981, l. c.: 216. — *Panzeria canescens* Bunge, 1839, Delect. Sem. Horto Bot. Dorpat.: 15.

2. *Panzerina lanata* (L.) Soják. 1981, l. c.: 216. — *Ballota lanata* L. 1753, Sp. Pl.: 582. — *Leonuroides lanata* (L.) Rauschert, 1982, l. c.: 560.

a. *Panzerina lanata* var. *lanata.*

b. **Panzerina lanata var. alaschanica (Kuprian.) Krestovsk. comb. nov.** — *Panzeria alaschanica* Kuprian. 1953, Бот. матер. (Ленинград), 15 : 349.

Panzerina lanata var. *alaschanica f. alaschanica.*

Panzerina lanata var. alaschanica f. kansuensis (Wu et Li) Krestovsk. comb. nov. — *Panzeria kansuensis* Wu et Li, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 2 : 165.

c. **Panzerina lanata var. albescens (Kuprian.) Krestovsk. comb. nov.** — *Panzeria albescens* Kuprian. 1953, Бот. матер. (Ленинград), 15 : 362.

d. **Panzerina lanata var. argyracea (Kuprian.) Krestovsk. comb. nov.** — *Panzeria argyracea* Kuprian. 1953, Бот. матер. (Ленинград), 15 : 364. — *Leonuroides argyracea* (Kuprian.) Rauschert, 1982, l. c.: 560.

e. **Panzerina lanata var. parviflora (Wu et Li) Krestovsk. comb. nov.** — *Panzeria parviflora* Wu et Li, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 2 : 164.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Крестовская Т. В. Конспект рода *Panzeria* Moench (*Lamiaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 140—145.

Gmelin J. F. Systema naturae. T. 2. Pars 1. Lipsiae, 1791. 884 p.

Moench C. Methodus plantas horti botanici et agri marburgensis, a staminum situ describendi. Marburg, 1794. 780 p.

Soják J. K. K nomenklature *Panzeria* Moench (*Labiatae*) a *Paulia* Korov. (*Umbelliferae*) // Čas. Nar. Mus. Prague. 1981. Roc. 150. Cil. 3-4. P. 216.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 X 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.(571.6)

И. А. Нестерова

О НАХОДКЕ ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ВИДОВ В СИХОТЭ-АЛИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

I. A. NESTEROVA. ON THE NEW FINDING OF HYDROPHYTIC AND LITTORAL SPECIES IN SIKHOTE-ALIN RESERVE

Приведены данные о 8 видах водных и береговых растений, новых для флоры Сихотэ-Алинского заповедника.

В 1989—1990 гг. на территории Сихотэ-Алинского заповедника проводились полевые работы по исследованию высшей водной растительности. Были исследованы озера Благодатное, Голубичное, а за пределами заповедника — оз. Японское, левобережье р. Серебрянки.

Обнаружено 8 видов, новых для флоры заповедника.

Najas orientalis Triest et Uotila.[1] Несколько свободноплавающих в воде растений были найдены на мелководье юго-восточной окраины оз. Голубичное.

Наяда восточная встречается в низовьях р. Уссури, в Приханкайской низменности, в Яковлевском р-не Приморского края. Сообщение о находке наяды восточной в Тернейском р-не приводит В. Н. Ворошилов (1992). Оз. Голубичное, вероятно, пока единственный на среднем Сихотэ-Алине водоем, где отмечено это редкое растение. Современное распространение наяды восточной ограничивается югом Дальнего Востока, Японией и Китаем.

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle. Собран на песчаном субстрате на глубине до 0.5 м в юго-восточной части оз. Голубичное среди редких зарослей *Lysimachia thyrsiflora, Menyanthes trifoliata* и *Scirpus radicans.*

Гидрилла мутовчатая имеет широкое, но рассеянное распространение на территории бывшего СССР (Цвелев, 1982). На российском Дальнем Востоке (РДВ) встречается в Амурской обл., на юге Приморского края. И. В. Шибневой (1991) обнаружена между р. Бикин и ее притоком — р. Алчан на севере Приморья. Дальневосточный участок ареала гидриллы мутовчатой, встречающейся на территориях, не подвергавшихся оледенению, носит по всем признакам реликтовый характер (Пробатова, Буч, 1981).

Nuphar pumila (Timm.) DC. Собран на западной окраине оз. Голубичное в сообществе с *Nymphaea tetragona*. Изредка встречается в долинных озерах левобережья р. Серебрянки. Редкий на российском Дальнем Востоке северо-евроазиатский вид (Харкевич, Качура, 1981).

[1] Латинские названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Potamogeton maackianus A. Benn. Собран в береговых выбросах в восточной части оз. Голубичное. Распространен в Восточной Сибири, на РДВ, в Японии и Китае.

P. pusillus L. Собран у берега, на глубине 50—70 см в р. Серебрянке. Местообитания рдеста маленького, встречающегося в Уссурийском флористическом районе и на Камчатке, нередко приурочены к приморским опресненным лагунам (Цвелев, 1987).

P. natans L. Собран в небольшом зарастающем водоеме в окр. пос. Терней. Обычен в долинных озерах левобережья р. Серебрянки, образует обширные заросли часто совместно с *Nymphaea tetragona* и *Utricularia vulgaris*. Циркумполярный вид.

Sparganium emersum Rehm. Собран в одной из проток р. Серебрянки в окр. пос. Терней, на заболоченном берегу и на мелководье в сообществе с *Calla palustris*, *Beckmannia suzigachne* и *Ranunculus eradicatus*. Циркумполярный вид.

Rumex maritimus L. Собран на берегу рядом с зарослями *Phragmites australis* на северо-восточной окраине оз. Благодатное. Циркумполярный вид.

В определении гербарного материала большую помощь оказали В. Н. Ворошилов, Г. Ю. Клинкова, И. А. Шанцер, М. С. Игнатов, которым автор выражает глубокую благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Заметки о Наядовых — *Najadaceae* Juss. советского Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 4. С. 111—112.

Пробатова Н. С., Буч Т. Г. *Hydrilla verticillata* (*Hydrocharitaceae*) на советском Дальнем Востоке // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 208—214.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Цвелев Н. Н. Сем. Водокрасовые — *Hydrocharitaceae* Juss. // Жизнь растений. М., 1982. С. 17—24.

Цвелев Н. Н. Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Dumort.; Сем. Наядовые — *Najadaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 317—335, 342—345.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шибнева И. В. О находках *Brasenia schreberi* (*Cabombaceae*) на севере Приморского края // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 619—624.

Сихотэ-Алинский биосферный
государственный заповедник
Пос. Терней, Приморский край

Получено 2 IX 1993

УДК 582.572.2 : 581.9 (470.23)

Е. А. Краснощекова

ALLIUM URSINUM (*ALLIACEAE*) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

E. A. KRASNOSCHOKOVA. *ALLIUM URSINUM* (*ALLIACEAE*) IN LENINGRAD REGION

Сообщается о новом местонахождении *Allium ursinum*.



Схема расположения Государственного комплексного охотничьего заказника «Кургальский полуостров».

Заштрихована территория заказника.

Весной 1993 г. во время полевых работ на территории охотничьего заказника «Кургальский полуостров» (Кингисеппский р-н Ленинградской обл.) было обнаружено новое для флоры северо-запада России местонахождение лука медвежьего *Allium ursinum* L. (см. рисунок).

Западнее маяка Кайболово расположен склон с участком широколиственного леса, который тянется на 3 км к югу до д. Тисколово и на 2 км к северу от с. Кайболово. В нижней части склона и была найдена небольшая популяция *Allium ursinum*.

Основными лесообразующими породами в этом районе являются *Tilia cordata* Mill. и *Acer platanoides* L.; в подлеске достаточно часто встречается *Corylus avellana* L. В травяном покрове преобладают *Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis* L., *Dentaria bulbifera* L.; нередки также *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Pulmonaria obscura* Dumort., *Polygonatum multiflorum* All. В радиусе 1.5 м от места произрастания *Allium ursinum* встречаются единичные экземпляры *Geranium robertianum* L. и *Polypodium vulgare* L. на валунах. *Allium ursinum* занимает незначительную долю в травяном покрове. По сообщениям местных жителей, 4—5 лет тому назад здесь были достаточно большие заросли лука медвежьего, который активно собирали как пищевое сырье. К данному времени осталась лишь эта небольшая популяция.

Ближайшие известные местообитания: Пустошкинский р-н Псковской обл., с. Аллоль (Шухободский, 1967; Конспект..., 1970); крайний северо-восток Эстонии, район Ийзаку-Ниссиполу (Eesti..., 1984). Восточнее найденной популяции другие местонахождения вида неизвестны.

В заключение автор выражает благодарность П. Б. Глазкову за помощь в исследованиях на территории Кургальского п-ова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Конспект флоры Псковской области. Л., 1970. 168 с.

Шухободский Б. А. *Allium ursinum* в Псковской области // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 2. С. 258.

Eesti NSV Flora. V. 9. Tallin, 1984. 528 lk.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 21 X 1993

УДК 582.998 : 581.9 (470.23)

Н. Н. Цвелев

ARTEMISIA OELANDICA (*ASTERACEAE*) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

N. N. TSVELEV. *ARTEMISIA OELANDICA* (*ASTERACEAE*) IN LENINGRAD REGION

Сообщается о находке еще не приводившегося для территории бывшего СССР вида *Artemisia oelandica*, ранее принимавшегося за эндемик о-ва Эланд в Швеции, в Ленинградской обл., на левом берегу р. Оредеж. Рассмотрены взаимоотношения этого вида с близкими к нему видами *A. pančicii*, *A. laciniata* и *A. tanacetifolia*. Автор считает обнаруженное местонахождение реликтовым со времени позднеледникового ксеротермического периода, соответствовавшего в Северо-Западной России умеренно холодному и сухому плюсскому межстадиалу. Вполне возможно, что вид *A. oelandica* произошел в результате гибридизации *A. laciniata* × *A. tanacetifolia*.

Ленинградская обл. принадлежит к наиболее изученным во флористическом отношении областям России. Однако и здесь возможны такие интересные в ботанико-географическом отношении находки, как находка лесостепного вида *Melica picta* C. Koch (Цвелев, 1991 : 160) на Малом Березовом о-ве в окр. г. Выборга. Это местонахождение, как и немногие местонахождения этого вида в Южной Финляндии, далеко оторвано от его основного ареала, доходящего на севере до Южной Германии и р. Оки. Пожалуй, не менее интересной является находка нами 27 июня 1993 г. полыни *Artemisia oelandica* (Bess.) Krasch., ранее считавшейся эндемиком о-ва Эланд в Швеции, на левом берегу р. Оредеж, в 2.5—3 км от ее впадения в р. Лугу и в 3—4 км к западу от сел. Затуленье Лужского р-на Ленинградской обл.

A. oelandica произрастает здесь в большом количестве у основания склона большого и высокого камового холма к левобережной пойме р. Оредеж, занятой болотистым ольховым лесом с примесью березы, дуба, видов ивы и других деревьев и кустарников. Песчаный холм покрыт бором-беломошником с обилием вереска, брусники, толокнянки и лерхенфельдии (*Lerchenfeldia flexuosa*).[1] Нижнюю часть склона холма к пойме и его основание, где растет *A. oelandica*, занимает разреженный разнотравный сосновый лес, местами переходящий в небольшие поляны. Этот участок занимает в длину вдоль склона более 500 м, а в ширину (сверху вниз) — 5—20 м. Кроме сосны, на нем встречаются довольно многочисленные мелкие особи дуба, можжевельника и шиповника (*Rosa majalis*), крушины, серой ольхи и осины. Со склона кама сюда более или менее заходят вереск и брусника.

Травяной покров поляны составлен смесью опушечно-луговых и лесных видов, причем на более затененных участках часто доминируют лесные виды. Из злаков здесь с обилием 4—3 по пятибалльной шкале представлены *Lerchenfeldia flexuosa, Calamagrostis epigeios, C. arundinacea* и *Melica nutans*, из видов других семейств приблизительно одинаково представлены (с обилием 3) *Convallaria majalis, Melampyrum pratense, Hieracium umbellatum, Solidago virgaurea, Pulsatilla patens, Fragaria vesca, Artemisia oelandica, Pimpinella saxifraga, Succisa pratensis, Rubus saxatilis, Geranium sylvaticum.* Более редко (с обилием около 2) встречаются *Carex vaginata, Luzula multiflora, Trifolium medium, Vicia cracca, Lathyrus vernus, Pptentilla erecta, Verónica chamaedrys, V. officinalis, V. spicata, Pounella vulgaris, Thymus serpyllum, Knautia arvensis, Galium boreale, G. mollugo, Angelica sylvestris, Kadenia dubia, Euphrasia fennica, Scorzonera humilis, Achillea millefolium, Tanacetum vulgare, Oxalis acetosella, Pyrola rotundifolia, Hypopithys monotropa, Trommsdorfia maculata, Majanthemum bifolium, Plantago media, Hypericum maculatum, Polygonatum odoratum, Silene*

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

nutans, Centaurea jacea. Кроме того, в этом же месте найдено несколько экземпляров редчайшего в области вида — *Botrychium virginianum.*

Artemisia oelandica встречается здесь в виде розеток листьев, соединенных длинными и тонкими корневищами и расположенных местами более густо, местами рассеянно. На более затененных участках этот вид обычно отсутствует. Розетки составлены 2—3 довольно крупными дважды перисторассеченными листьями с длинными черешками, совершенно сходными с прикорневыми листьями *A. tanacetifolia* L. 25 августа 1993 г. мы вновь посетили это место с целью собрать цветущие экземпляры полыни, но, несмотря на тщательные поиски, их не обнаружили. Многие розетки листьев в это время совсем не изменились, однако на некоторых из них появились еще 1—2 листа со значительно более мелкими и узкими конечными дольками, сходных в этом отношении с листьями другого близкого вида — *A. laciniata* Willd. Позднее, 9 сентября 1993 г., Г. Ю. Конечной и А. О. Хааре удалось найти на этом местонахождении несколько цветущих стеблей, листья которых оказались наиболее сходными со стеблевыми листьями эндемика о-ва Эланд *A. oelandica*, а также паннонского эндемика *A. pančicii* (Janka) Ronn. Стеблевые листья *A. tanacetifolia* имеют более широкие и крупные дольки по сравнению с листьями *A. oelandica*, а *A. laciniata*, наоборот, — более узкие и мелкие дольки.

На о-ве Эланд *A. oelandica* (Bess.) Krasch. (1946, Матер. по ист. фл. и растит. СССР, 2 : 126. — *A. punctata* Bess. var. *oelandica* Bess. 1832, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 3 : 44) встречается не только на своеобразных, распространенных в Южной Фенноскандии и Эстонии местообитаниях — альварах, но и в условиях, близких к лужским, у подножия моренных холмов вместе со смесью лесных и лугово-степных видов (Wendelberger, 1959a). Естественно, здесь добавляется много более южных и более западных видов (например, *Prunus spinosa, Dasyphora fruticosa, Geranium sanguineum, Helianthemum nummularium, Vincetoxicum hirundinaria, Vicia tenuifolia, Asperula tinctoria* и др.). Впрочем, некоторые обычные на эландских местообитаниях виды встречаются и на р. Луге, например *Filipendula vulgaris*, который в изобилии растет на гривах левобережной лужской поймы напротив устья р. Оредеж (единственное естественное местонахождение этого вида в области!), а *Helictotrichon pratense* встречается на песчаных береговых валах в низовьях р. Луги. Вереск и можжевельник и на о-ве Эланд являются обычными спутниками *A. oelandica.*

Из других видов полыни секции *Heterophyllae* Krasch. к *A. oelandica* наиболее близок (а может быть, даже неотличим от него) паннонский эндемик *A. pančicii* (Janka) Ronniger (1938, Samen-Tauschliste Bot. Gart. Univ. Wien, 1938 : 5. — *Chrysanthemum pančicii* Janka, 1881, Österr. Bot. Zeitschr. 31 : 303). Этот вид входит в состав лесостепной растительности холмистой песчаной равнины в Венгрии, а отчасти и в Австрии (особый подвид — subsp. *austriaca* Wendelb.). Для *A. pančicii* указывается шелковистое опушение с нижней стороны листьев, имеющих немного более широкие конечные дольки, чем у *A. oelandica* (Tutin, Persson, 1976), однако на гербарном материале эти отличия очень слабо выдержаны, особенно если учесть значительную изменчивость *A. oelandica* (Wendelberger, 1959a). Пожалуй, экземпляры из лужской популяции полыни все же более сходны с экземплярами *A. oelandica*, чем *A. pančicii.* Кроме того, если у *A. oelandica* помимо многочисленных розеток листьев почти всегда развивается некоторое количество цветущих стеблей, то у *A. pančicii* цветущие стебли крайне редки, и этот вид обычно представлен только розетками прикорневых листьев. Интересно, что последний вид был впервые найден в 1867 г. в вегетативном состоянии, и все попытки найти его цветущие экземпляры в природе или получить их в культуре долго терпели неудачи. Поэтому в 1881 г. он был описан как *Chrysanthemum pančicii* Janka, хотя не имел ничего общего с этим родом. Цветущие стебли были обнаружены лишь в 1908 г., и тогда этот вид был ошибочно отнесен сначала к *Artemisia*

latifolia Ledeb., а затем к *A. laciniata* Willd. В экологическом и фитоценотическом отношениях лужская популяция также более близка к *A. oelandica*, так как, в частности, вместе с *A. pančicii* обитают такие степные виды, как *Stipa capillata, Botriochloa ischaemum, Carex humilis, Scabiosa ochroleuca, Eryngium campestre, Astragalus austriacus* и др. (Wendelberger, 1959b).

И *Artemisia oelandica*, и *A. pančicii* многими авторами объединялись с *A. laciniata*. Этот, по-видимому, очень древний вид распространен главным образом на юге Сибири и Дальнего Востока, откуда он заходит в прилежащие районы Средней и Центральной Азии. На западе его сплошной ареал доходит до юго-восточного Урала, затем имеются изолированные местонахождения в Воронежской обл. (по р. Битюг близ г. Боброва), в Германии (ныне исчезнувшие местонахождения в бассейне р. Заале — притока р. Эльбы) и Австрии (близ оз. Нойзидлер-Зе). Хотя в качестве местообитаний этого вида указываются и лесостепные фитоценозы (Поляков, 1961; Коробков, 1992), он заметно галофильный и уже этим хорошо отличается от *A. oelandica* и *A. pančicii* (Wendelberger, 1959b). Кроме того, дольки листочков у него значительно более мелкие и короткие. *A. laciniata* собирали еще в качестве заносного растения в г. Выборге Ленинградской обл. на территории старого русского форта вместе с *Allium angulosum* (Erkamo, 1989). В настоящее время вид *Artemisia laciniata* здесь, по-видимому, исчез, хотя *Allium angulosum* в г. Выборге встречается (найден нами в парке «Монрепо»), а на территории бывшего форта нами в качестве заносного растения найден в большом количестве другой лесостепной вид — *Thesium arvense*.

Еще один родственный *Artemisia oelandica* и *A. pančicii* вид — *A. tanacetifolia* L. — распространен главным образом в Восточной Сибири, но изолированно встречается и западнее — на Северном Урале и в бассейне р. Пинеги. Этот более мезофильный и негалофильный вид имеет более крупные и длинные, чем у *A. oelandica*, дольки стеблевых листьев и заметно более крупные корзинки, чем достаточно хорошо отличается от этих видов. По промежуточному по морфологии листьев положению *A. oelandica* и *A. pančicii* между *A. laciniata* и *A. tanacetifolia* можно считать очень вероятным их гибридное происхождение, которое подтверждается значительным преобладанием у них вегетативного размножения с помощью длинных и довольно тонких корневищ при полном или почти полном отсутствии очень поздно (в сентябре—октябре) образующихся цветущих стеблей, а также хромосомными числами: *A. laciniata* имеет 2n = 18, а *A. oelandica* и *A. pančicii* — 2n = 54. К сожалению, для *A. tanacetifolia*, как и для другого близкого мезофильного вида полыни *A. latifolia* Ledeb., хромосомные числа пока не известны.

Все эти данные свидетельствуют о более широком распространении вида *A. laciniata* и его более мезофильного деривата *A. tanacetifolia* в Европе во время плейстоцена. Вполне вероятно, что эти виды входили в состав перигляциальной, но относительно удаленной от края ледника флоры не только последнего (Валдайского) оледенения, но и предшествовавшего ему Днепровского оледенения. *A. laciniata* мог тогда продвинуться на запад до Средней Европы, где сохранились его реликтовые местонахождения, а *A. tanacetifolia* двигался вместе с другими видами «холодной лесостепи» на запад вслед за отступающим ледником последнего оледенения. В местах контакта эти виды могли гибридизировать и дать гибридогенный вид, который во время ксеротермического периода позднеледниковья продвинулся на запад до Средней Европы и о-ва Эланд, разделившись на две очень слабо обособленные эколого-географические расы — *A. oelandica* и *A. pančicii*. Во время более теплого и влажного атлантического периода сохранились лишь изолированные реликтовые местонахождения этих континентальных видов в Европе, к числу которых относится и оредежское местонахождение *A. oelandica*.

В обнаруженном нами местонахождении возможность заноса *A. oelandica* человеком совершенно исключена ввиду отсутствия близ этого местонахождения ныне существующих или бывших населенных пунктов и более или менее крупных дорог. Единственная дорога, проходящая у края поймы, имеет лишь местное значение и служит для вывоза сена с лугов оредежской поймы. Набор видов, встречающихся вместе с *A. oelandica*, вполне естественный, причем в нем имеются такие лесостепные виды, как *Pulsatilla patens* и *Veronica spicata*, а также редкий американо-евразиатский вид *Botrychium virginianum*, который собирал здесь выдающийся флорист С. С. Ганешин, специально занимавшийся флорой Лужского уезда Петербургской губ. У края левобережной поймы р. Оредеж на более сухих местах с дубом нередко встречаются *Iris sibirica* и *Moehringia lateriflora* — виды, несомненно, имеющие сибирское происхождение.

Все вышеупомянутые виды полыни не входят в своеобразный набор среднеевропейских видов, отмечаемых А. О. Хааре и Г. Ю. Конечной (устное сообщение) уже во многих местах Ленинградской обл., особенно в бассейнах рек Мги, Тосны и Тигоды. Хааре (1979) считает эти местонахождения, в которых обычно присутствует по нескольку таких видов, реликтовыми, сохранившимися со времени позднеледниковья (субарктического периода голоцена), когда среднеевропейские, преимущественно горные виды могли мигрировать на северо-восток. Однако нам представляется более близким к истине мнение, которое еще в 1943 г. обосновал шведский ботаник N. Hylander (1943), детально изучавший подобные местонахождения среднеевропейских видов в Швеции. Он считает, что эти виды были занесены в Швецию с семенами газонных и парковых травосмесей, которые поступали во второй половине прошлого века сначала из Франции, а затем из Южной Германии. Им выделены 2 группы таких видов: «французская», или «Bromus erectus-Gruppe», к которой принадлежат еще *Arrhenatherum elatius, Trisetum flavescens, Poterium sanguisorba, Crepis biennis, Ranunculus friesianus, Galium pumilum* и др., и «немецкая», или «Poa chaixii-Gruppe», к которой принадлежат также *Luzula luzuloides, Dactylis polygama, Phyteuma spicatum, P. nigrum, Pimpinella major* и др. Виды французской группы преимущественно луговые, газонные, а виды немецкой группы лесные, парковые. Hylander отмечал, что в полном наборе эти виды никогда не встречаются, но во многих местах известны их различные комбинации.

Таким образом, мы считаем *Artemisia oelandica* в Ленинградской обл. территориальным реликтом (Цвелев, 1988 : 151), оставшимся со времени послеледникового ксеротермического периода — фазы распространения на территории Северо-Западной России «ксерофитных полупустынных, степных и южноборовых сарматских элементов, соответствующей по времени умеренно холодному и сухому плюсскому межстадиалу» (Миняев, 1966). В это время, согласно Н. А. Миняеву (1966 : 24), наблюдалась мощная миграционная волна таких элементов, одним из районов сосредоточения которых был лужский камовый район. Однако виды, формирующие этот флористический комплекс, не были степными и тем более полупустынными, а скорее лесостепными (например, *Pulsatilla patens, Anemone sylvestris, Filipendula vulgaris, Allium angulosum, Iris subirica, Silene tatarica, S. chlorantha, Oxytropis pilosa, Veronica spicata, Geranium sanguineum* и др.). Многие из этих видов встречаются в окр. г. Луги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коробков А. А. Род полынь (*Artemisia* L.) // Сосудистые растения Дальнего Востока. Л., 1992. Т. 6. С. 120—161.

Миняев Н. А. История развития флоры северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Л., 1966. 38 с.

Поляков П. П. Род полынь (*Artemisia* L.) // Флора СССР. Л., 1961. Т. 26. С. 425—631.
Хааре А. О. Новое местонахождение реликтовых видов в Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 15. С. 240—247.
Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 190 с.
Цвелев Н. Н. О некоторых редких и критических видах Березовых островов (Ленинградская область) // Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 158—165.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Erkamo V. Allium angulosum ja *Artemisia laciniata,* kaksi itäistä satunnaisluontoista kasvilajia Ita-Fennoskandiassa // Mem. Soc. Fauna et Fl. Fenn. 1989. Vol. 65. N 3. P. 99—102.
Hylander N. Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der *Hieracia silvaticiformia* // Symb. Bot. Upsal. 1943. Vol. 7. N 1. S. 1—432.
Tutin T. G., Persson K. Genus *Artemisia* L. // Flora Europeae. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 178—186.
Wendelberger G. Artemisia oelandica (Besser) Kraschen. — ein Waldsteppenrelikt auf Öland // Bot. Jahrb. (Stuttgart). 1959a. Bd 78. H. 3. S. 253—334.
Wendelberger G. Die mitteleuropäischen Reliktvorkommen der *Artemisia*-Arten aus Sektion *Heterophyllae* // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1959b. Bd 98-99. S. 57—95.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 X 1993

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.662(571.6)

М. Н. Ломоносова, А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CHENOPODIUM* (*CHENOPODIACEAE*) ФЛОРЫ СИБИРИ

M. N. LOMONOSOVA, A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF GENUS *CHENOPODIUM* (*CHENOPODIACEAE*) OF THE FLORA OF SIBERIA

* *Chenopodium acuminatum* Willd.,[1] **2n = 18.** Алтайский край, Михайловский р-н, пос. Малиновое Озеро, 1988 г., Ломоносова; Тува, Тес-Хемский р-н: с. Холь-Ежу, 1989 г., Ломоносова; с. О-Шынаа, 1989 г., Ломоносова.

C. album L., **2n = 54.** Алтайский край, Локтевский р-н, пос. Локоть, 1988 г., Ломоносова; Тува, окр. г. Кызыл, 1989 г., Ломоносова; Красноярский край, Боградский р-н, с. Борец, 1989 г., Ломоносова.

C. aristatum L., **2n=18.** Новосибирская обл., Чановский р-н, ст. Карачи, 1987 г., Ломоносова.

C. botryodes Smith, **2n = 18.** Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. оз. Горького, 1986 г., Ломоносова.

C. ficifolium Smith, **2n = 18.** Омская обл., Исиль-Кульский р-н, с. Красногорка, 1989 г., Ломоносова.

C. foliosum (Moench) Aschers., **2n = 18.** Тува, хр. Цаган-Шибету, истоки р. Барлык, 1989 г., Фризен.

* *C. frutescens* C. A. Meyer, **2n = 90.** Тува, Эрзинский р-н, пос. Нарын, 1986 г., Лайдып.

C. glaucum L., **2n = 18.** Тува, окр. г. Кызыл, 1989 г., Ломоносова; Алтайский край, Михайловский р-н, пос. Малиновое Озеро, 1988 г., Ломоносова; Новосибирская обл.: Коченевский р-н, пос. Коченево, 1987 г., Ломоносова, Красников; окр. г. Карасук, 1986 г., Ломоносова.

* *C. iljinii* Golosk., **2n = 18.** Тува, Кызыльский р-н, устье р. Сесерлиг, 1989 г., Ломоносова.

C. polyspermum L., **2n = 18.** Кемеровская обл., Промышленновский р-н, с. Абышево, 1987 г., Ломоносова, Красников.

C. prostratum Bunge s. str., **2n = 36.** Тува: Эрзинский р-н, оз. Тере-Холь, 1989 г., Ломоносова; Тес-Хемский р-н, с. Холь-Ежу, 1989 г., Ломоносова.

C. prostratum subsp. *karoi* (J. Murr.) Lomonosova, **2n = 36.** Якутия: Усть-Янский р-н, пос. Усть-Куйга, 1988 г., Бубнова, Щенникова; Верхоянский р-н, пос. Батагой, 1988 г., Бубнова, Щенникова.

C. rubrum L., **2n = 36.** Алтайский край, Благовещенский р-н, пос. Шимолино, 1988 г., Ломоносова.

C. suecicum J. Murr., **2n = 18.** Кемеровская обл., Промышленновский р-н, пос. Промышленная, 1987 г., Ломоносова, Красников; Новосибирская обл., Тогучинский р-н, д. Степногутово, 1987 г., Ломоносова, Красников.

[1] Звездочкой у названия вида отмечены числа хромосом, определенные впервые.

C. urbicum L., **2n = 18.** Кемеровская обл., Промышленновский р-н, д. Ваганово, 1987 г., Ломоносова, Красников; Новосибирская обл., Тогучинский р-н, с. Юрты, 1987 г., Ломоносова, Красников.

C. vulvaria L., **2n = 18.** Тува, Эрзинский р-н: оз. Тере-Холь, 1989 г., Ломоносова; пос. Эрзин, 1989 г., Ломоносова.

Образцы растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS).

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 26 I 1993

УДК 576.312.35 : 581.9(-925.15)

Н. В. Степанов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ НЕМОРАЛЬНЫХ ВИДОВ ЗАПАДНОГО САЯНА (КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ)

N. V. STEPANOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME NEMORAL SPECIES OF THE WEST SAYAN (KRASNOYARSK REGION)

Представлены числа хромосом для 21 таксона из 16 семейств высших растений.

Polypodiophyta

Aspidiaceae

Dryopteris filix-mas (L.) Schott, **2 = 164.** Западный Саян, северные отроги Кулумысского хр., 650 м над ур. м., верховья р. Второй Белой — левого притока р. Большой Кебеж, 53°04′ с. ш., 93°04′ в. д., 1992 г. (Гербарий Красноярского государственного университета — КГУ).[1]

Polystichum braunii (Spenn) Fee, **2n = 164.** Западный Саян, северные отроги Кулумысского хр., 650 м над ур. м., верховья р. Второй Белой — левого притока р. Большой Кебеж, 53°04′ с. ш., 93°04′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Aspleniaceae

* *Asplenium trichomanes* L. subsp. *kulumyssiense* Stepanov (in litt.), **2n = 144.** Западный Саян, северные отроги Кулумысского хр., 730 м над ур. м., верховья р. Первой Белой — левого притока р. Большой Кебеж, в 6 км к югу от пос. Танзыбей, 53°04′ с. ш., 93°02′ в. д., 1992 г. (LE, NS, KRAS, КГУ).

Magnoliophyta

Alliaceae

Allium microdictyon Prokh., **2n = 16.** Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., 1150 м над ур. м., верховья р. Чебижек — левого притока р. Большой Кебеж, 52°54′ с. ш., 93°15′ в. д., 1992 г. (КГУ).

---

[1] Все образцы, упоминающиеся в работе без фамилии коллектора, собраны автором. Звездочкой у названия вида отмечены числа хромосом, определенные впервые.

Boraginaceae

Brunnera sibirica Stev., **2 = 12.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, 350 м над ур. м., 53°08′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ); Западный Саян, Сосновый Носок (Сосновчик) — северный отрог Кулумысского хр., 410 м над ур. м., берег р. Малый Кебеж, 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ). **2n = 24.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 360 м над ур. м., 53°08′ с. ш., 92°55′ в. д., 1992 г. (КГУ). **2n = 36.** Западный Саян, северные отроги Кулумысского хр., 720 м. над ур. м., долина р. Чебижек — левого притока р. Большой Кебеж, 52°59′ с. ш., 93°14′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Pulmonaria mollissima Kerner, **2n = 14.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 53°08′ с. ш., 92°55′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Caprifoliaceae

Sambucus sibirica Nakai, **2n = 18.** Красноярский край, Ермаковский р-н, Китаева гора у протоки Исакиной (р. Малый Кебеж), в 1 км ниже пос. Танзыбей, 53°09′ с. ш., 92°07′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Euphorbiaceae

Euphorbia pilosa L., **2n = 18.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. д. Осиновки и пос. Червизюль, Осиновские косогоры (междуречье рек Кебеж и Киндырлык), 53°14′ с. ш., 93°03′ в. д., 1991 г. (КГУ).

Fabaceae

Lathyrus frolovii Rupr., **2n = 14.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 53°08′ с. ш., 92°55′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Fumariaceae

Corydalis bracteata (Steph.) Pers., **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, р. Танзыбей, в 2 км выше пос. Танзыбей, 53°08′ с. ш., 92°56′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Onagraceae

Circaea lutetiana L., **2n = 22.** Красноярский край, Ермаковский р-н, р. Малый Кебеж, в 2 км ниже пос. Танзыбей, 53°08′ с. ш., 92°55′ в. д., 1992 г. (КГУ, KRAS).

Orchidaceae

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Sóo, **2n = 20.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей и д. Осиновки, Осиновские косогоры (междуречье рек Кебеж и Киндырлык), 53°13′ с. ш., 92°59′ в. д., 1992 г. (КГУ); там же, 53°13′ с. ш., 92°58′ в. д., 1992 г. (КГУ); Западный Саян, северные отроги

Кулумысского хр., водораздел рек Мутной и Первой Белой — левых притоков р. Большой Кебеж, 53°05′ с. ш., 93°01′ в. д., 1992 г., В. Степанов (КГУ). **2n = 40.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей и д. Осиновки, Осиновские косогоры, 53°14′ с. ш., 92°59′ в. д., 1992 г. (КГУ); Западный Саян, Сосновый Носок (Сосновчик) — северный отрог Кулумысского хр., берег р. Малый Кебеж, 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Ranunculaceae

Anemone baikalensis Turcz. ex Ledeb (*Anemonoides baikalensis* (Turcz. ex Ledeb.) Holub), **2n = 28.** Красноярский край, Ермаковский р-н, р. Малый Кебеж, в 2 км ниже пос. Танзыбей, 350 м над ур. м., 53°09′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ); там же, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 53°08′ с. ш., 92°55′ в. д., 1992 г. (КГУ); Западный Саян, Сосновый Носок (Сосновчик) — северный отрог Кулумысского хр., 410 м над ур. м., берег р. Малый Кебеж, 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ); Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., 720 м над ур. м., долина р. Чебижек — левого притока р. Большой Кебеж, 52°59′ с. ш., 93°14′ в. д., 1992 г. (КГУ); там же, 1040 м над ур. м., верховья р. Чебижек, 52°56′ с. ш., 93°15′ в. д., 1992 г. (КГУ).

A. jenisseensis (Korsh.) Kryl. (*Anemonoides jenisseensis* (Korsh.) Holub), **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, р. Танзыбей, в 1 км выше пос. Танзыбей, 53°08′ с. ш., 92°56′ в. д. (КГУ).

Rosaceae

* *Waldsteinia tanzybeica* Stepanov (in litt.), **2n = 14.** Западный Саян, западный склон Кедранского хр., устье ключа Крутого — правого притока р. Большой Кебеж, 53°04′ с. ш., 93°08′ в. д., 1992 г. (КГУ, LE, KRAS, NS).

Rubiaceae

Galium krylovii Iljin (*Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed.), **2n = 22.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 53°08′ с. ш., 92°55′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Saxifragaceae

* *Chrysosplenium filipes* Kom., **2n = 14.** Западный Саян, Сосновый Носок (Сосновчик) — северный отрог Кулумысского хр., в 6 км к югу от пос. Танзыбей, 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Scrophulariaceae

* *Scrophularia altaica* Murr., **2n = 46.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, северо-западный склон горы Багыр, 570 м над ур. м., 53°08′ с. ш., 93°01′ в. д., 1990 г. (КГУ).

S. nodosa L., **2n = 18.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей и д. Осиновки, Осиновские косогоры, 53°13′ с. ш., 92°59′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Veronica officinalis L., **2n = 18.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. д. Осиновки и пос. Червизюль, северный отрог горы Котор, 53°12′ с. ш., 93°02′ в. д., 1992 г. (КГУ, NS, KRAS).

Violaceae

Viola selkirkii Pursh. ex Goldie, **2n = 12, 24.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Червизюль, урочище Титенкино, 53°12′ с. ш., 93°03′ в. д., 1991 г. (КГУ). **2n = 12.** Западный Саян, Сосновый Носок (Сосновчик) — северный отрог Кулумысского хр., р. Малый Кебеж, 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г. (КГУ).

Автор выражает искреннюю благодарность Е. Н. Муратовой за ценные советы и содействие в выполнении работы.

Красноярский государственный университет

Получено 4 XII 1992

CONTENTS

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 3. 1—128